

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE CAEN

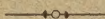
POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Bernard BOULLARD

LICENCIÉ ÈS SCIENCES



1^{re} Thèse. — LA MYCOTROPHIE CHEZ LES PTÉRIDOPHYTES. SA
FRÉQUENCE, SES CARACTÈRES, SA SIGNIFICATION.

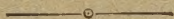
2^e Thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

*Présentées et soutenues le 8 novembre 1955,
devant la Commission d'Examen.*



Président..... M. F. MOREAU

Suffragants..... { MM. R. SCHNELL
G. DOGUET



BORDEAUX
IMPRIMERIE E. DROUILLARD

3, PLACE DE LA VICTOIRE, 3

1958



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546421_0042

UNIVERSITÉ DE CAEN

FACULTÉ DES SCIENCES

N° D'ORDRE : 26

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE CAEN

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Bernard BOULLARD

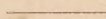
LICENCIÉ ÈS SCIENCES



1^{re} Thèse. — LA MYCOTROPHIE CHEZ LES PTÉRIDOPHYTES. SA
FRÉQUENCE, SES CARACTÈRES, SA SIGNIFICATION.

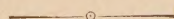
2^e Thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

*Présentées et soutenues le 8 novembre 1955,
devant la Commission d'Examen.*



Président..... M. F. MOREAU

Suffragants..... { MM. R. SCHNELL
G. DOGUET



BORDEAUX
IMPRIMERIE E. DROUILLARD

3, PLACE DE LA VICTOIRE, 3

1958

UNIVERSITÉ DE CAEN

FACULTÉ DES SCIENCES

	MM.	
<i>Doyen</i>	MOREAU.	
<i>Assesseur</i>	LOZAC ³ H.	
<i>Professeurs</i>	{ MOREAU.....	Botanique.
	{ DANGEARD.....	Géologie.
	{ SCHERER.....	Physique générale et Minéralogie.
	{ LOZAC ³ H.....	Chimie générale.
	{ APÉRY.....	Calcul différentiel et intégral.
	{ PAILLOUX.....	Mécanique rationnelle.
	{ JACQUET.....	Microbiologie.
	{ BOCQUET.....	Zoologie.
<i>Professeurs sans chaire</i>	{ COLOMBANI.....	Physique.
	{ LE ROUX.....	Physique appliquée.
	{ M ^{me} WALTER-LÉVY.....	Chimie.
<i>Maîtres de Conférences</i>	{ REY.....	Zoologie.
	{ BACHELET.....	Chimie générale.
	{ VIALLE.....	Chimie organique et biologique.
	{ COJAN.....	Physique.
	{ SCHNELL.....	Botanique.
	{ GRAFF.....	Chimie.
<i>Chargé d'Enseignement</i> ...	{ CAMPBELL.....	Mathématiques.
	{ HERVÉ.....	Mathématiques.
<i>Maître de Conférences Adjoint</i>	{	
	{ M ^{me} LE ROUX...	Zoologie.
<i>Chefs de Travaux</i> ...	{ M ^{me} CHAUVENET.	Chimie.
	{ MESLIN.....	Botanique.
	{ PAREYN.....	Géologie.
	{ MABBOUX-STROMBERG	Physique.
	{ LEGRAND.....	Chimie.
	{ ROMANET.....	Chimie.
	{ SAUDRAY.....	Zoologie.
<i>Secrétaire</i>	CAUGAL.	

A MONSIEUR LE DOYEN MOREAU

A MADAME F. MOREAU

mes Maîtres

A MA FEMME

LA MYCOTROPHIE CHEZ LES PTÉRIDOPHYTES SA FRÉQUENCE, SES CARACTÈRES, SA SIGNIFICATION.

INTRODUCTION

Le mycologue sait que le sol des forêts supporte, particulièrement en automne, un grand nombre de carpophores de Champignons d'espèces variées. Il n'ignore pas que ces productions volumineuses sont nées d'un mycélium souterrain ténu. Mains travaux ont déjà souligné la particularité qu'offre ce mycélium chez de nombreux Dangeardiomycètes : il est en relation avec la racine des arbres et entre alors dans la constitution de complexes mycorrhiziens.

D'autres Champignons que nous dirons être des Champignons Inférieurs peuvent également s'associer aux racines des arbres et aussi, surtout, aux divers organes (thalle, rhizome, racine) de très nombreuses plantes herbacées des stations les plus diverses. Leur existence même a été démontrée chez des plantes fossiles.

Sous l'appellation de « mycorrhizes » on désigne habituellement tous ces complexes. Leur étude est d'un grand intérêt. Les recherches de Noël BERNARD, de BURGEFF, de MELIN, de BJÖRKMAN, de MAGROU, d'HARLEY, entre autres, ont ouvert la voie à d'importantes applications et elles ont parfois servi de bases à de séduisantes théories.

Le nombre des travaux consacrés aux mycorrhizes des Phanérogames est très élevé. Elles ont été observées en effet dans de nombreuses familles, tant d'Angiospermes que de Gymnospermes ; la mise au point récente de KELLEY [74] et celle de STREMSKA [132] en fournissent une liste abondante quoique nécessairement incomplète (*).

(*) Nous avons également publié deux revues consacrées aux progrès récents dans l'étude des mycorrhizes ecto et endotrophes (*in Bull. Soc. bot. de Fr.*, 404, 1937).

La mycotrophie des Bryophytes, qui sont dépourvues de racines, a donné lieu également à quelques publications importantes : citons en particulier celle de M^{lle} STAHL [128] relative aux Hépatiques à thalle.

Si nous considérons la position des Ptéridophytes dans le règne végétal — entre les Bryophytes (*) et les Phanérogames —, l'ancienneté de leur groupe (ainsi qu'en témoigne dès le Primaire l'abondance de leurs restes), la survivance de quelques formes reliques, enfin les quelques cas de symbiose constante et nécessaire qu'elles présentent, les Ptéridophytes doivent constituer un excellent matériel pour une étude de la mycotrophie. F. MOREAU ([102], t. I, p. 368) en exprimait déjà l'opinion en écrivant : « La symbiose fongique chez des plantes aussi archaïques que le sont les Ptéridophytes présente un grand intérêt si l'on admet qu'elle est un facteur de l'évolution des végétaux. »

L'étude des mycorrhizes des Ptéridophytes n'a pas encore fait l'objet d'un travail d'ensemble. Les recherches de TREUB [135] et de BRUCHMANN [16 à 24] sont relatives à des *Lycopodiaceae* et à diverses *Ophioglossaceae*, celles de CAMPBELL [31, 32] à diverses *Marattiaceae* et *Ophioglossaceae*, celles de WEST [139] à des *Marattiaceae*. La récente mise au point de BURGEFF [25] concerne diverses Ptéridophytes ; pourtant de très nombreuses espèces, beaucoup de genres, plusieurs familles même, n'ont pas été examinés au point de vue de leur association éventuelle avec des Champignons ; d'autre part les tentatives d'isolement de ces derniers se révèlent extrêmement rares. Ce sont ces lacunes que nous nous sommes proposé de combler.

Le terme « Mycorrhizes », créé par FRANK en 1885 [52], couvre des formations différentes. Les auteurs désignent sous ce nom, tantôt l'ensemble Racine + Champignon, tantôt le Champignon seul, quelquefois même des complexes où n'intervient pas de constituant fongique. Nous appellerons ici « Mycorrhizes » les associations que contractent les racines de diverses Ptéridophytes avec les Champignons.

Lorsque l'organe infecté sera un rhizome nous emploierons

(*) D'après HEIM [63] la parenté de certaines Hépatiques du genre *Anthoceros* avec les restes fossiles des Psilophytales (Ptéridophytes authentiques) assurerait la continuité entre les Bryophytes et les Ptéridophytes.

le terme « Mycorrhizome » créé par P. A. DANGEARD ([42], p. 224) pour désigner l'ensemble Rhizome + Champignon. Nous parlerons de « Mycothalle » dans le cas des complexes Prothalle + Champignon. Enfin nous utiliserons le terme « Rhizomycète » de F. MOREAU ([102], t. I, p. 344) quand il s'agira des Champignons susceptibles de prendre part à la constitution des Mycorrhizes ou des Mycorrhizomes.

Lorsque les Ptéridophytes entrent en association avec des Rhizomycètes, ceux-ci pénètrent presque toujours dans les tissus de la plante : à de très rares exceptions près, nous aurons donc affaire à des associations mycorrhiziennes « endotrophes ».

Pour classer les divers aspects des mycorrhizes rencontrés nous avons adopté les séries de GALLAUD [55] ou les « types » plus récents de BURGEFF [25] dont on trouvera la définition sous une forme simple dans l'introduction de l'ouvrage de KELLEY [74].

La recherche de la mycotrophie et la description des complexes rencontrés chez plus de 420 espèces et variétés de Ptéridophytes constituent la première partie de notre travail.

La deuxième partie comporte la synthèse des résultats acquis, elle sera accompagnée de quelques considérations générales relatives aux facteurs qui déterminent la mycotrophie, à son évolution annuelle, et à l'évolution générale du groupe des Ptéridophytes en rapport avec la symbiose.

Dans une troisième partie, après avoir rappelé les diverses hypothèses relatives aux interactions possibles entre les constituants des complexes Hôte-Champignon, nous concluons que c'est par l'obtention de cultures pures de Rhizomycètes d'une part, de sporophytes et de gamétophytes de Ptéridophytes d'autre part, puis par la combinaison des premiers de ces organismes avec les seconds que sera résolue la question des relations qui s'établissent entre eux. Une grande partie de nos efforts a porté sur ces essais d'analyse et de synthèse; nous dirons les résultats auxquels ils ont abouti.

Nous remercions vivement M. le Doyen MOREAU et M^{me} MOREAU, nos Maîtres, pour les précieux conseils qu'ils nous ont prodigués, et nous exprimons notre reconnaissance à M. le Doyen pour la situation stable, propice aux recherches,

qu'il nous a assurée, en nous attachant officiellement à son Laboratoire.

Nous remercions également tous ceux qui, de près ou de loin, nous ont fourni leur aide matérielle ou morale et ont suivi avec intérêt les recherches que nous poursuivions.

ORIGINE DU MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Les racines, rhizomes, prothalles des Ptéridophytes que nous avons étudiées provenaient de matériel frais ou de prélèvements sur des échantillons d'herbiers.

Le matériel frais appartenait à la flore normande ou à des collections de serres des villes de Caen et de Cherbourg. En outre d'intéressants envois nous ont été faits des environs de Bagnères-de-Bigorre, du Cameroun, et surtout de la Guadeloupe. Que MM. SCHMIDT, BARD et STEHLE en soient vivement remerciés.

Grâce aux herbiers VIEILLARD, LENORMAND, etc..., de l'Institut Botanique de Caen, et à l'amabilité de M^{me} TARDIEU-BLOT ainsi qu'à celle de M. G. LE TESTU, qui nous ont fourni des fragments d'échantillons prélevés dans leurs collections personnelles, nous avons pu compléter les quelques observations faites sur le matériel frais.

Les Ptéridophytes des herbiers que nous avons explorés ont été nommées par METTENIUS (Herbier VIEILLARD), le Prince BONAPARTE (une partie des Herbiers VIEILLARD et LENORMAND), ALSTON (Herbier G. LE TESTU), M^{me} TARDIEU-BLOT (ses propres récoltes).

Pour la synonymie nous nous sommes reporté à l'*Index Filicum* de CHRISTENSEN [35] et à l'ouvrage « Fern-Allies » de BAKER [2].

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE DE LA MYCOTROPHIE CHEZ LES DIFFÉRENTES FAMILLES DE PTÉRIDOPHYTES

TECHNIQUES

Nous avons fait l'étude du matériel récolté en serres ou dans la nature, soit directement, soit après fixation et coloration.

1° *Etude sans fixation préalable du matériel frais.* — L'examen externe de l'appareil radical nous a fourni dans quelques cas des indications sur la probabilité de l'existence d'un Champignon endophyte. Les caractères observés étaient tantôt la coloration particulière des régions infectées, tantôt la courbure prononcée et répétée de la racine sur toute sa longueur, indice d'une infection irrégulièrement répartie sur le pourtour, enfin parfois l'aspect plus charnu de certaines portions de racine comparativement à d'autres.

Nous avons effectué des coupes à main levée. Quelques sections transversales nous ont renseigné sur la structure de l'organe prélevé (racine ou rhizome) et sur l'extension en profondeur du Rhizomycète ; mais les coupes longitudinales se sont révélées beaucoup plus instructives. Le développement habituel de l'endophyte et l'allongement des cellules corticales se faisant le plus souvent parallèlement à l'axe

des racines, les coupes longitudinales nous ont fourni les traits essentiels de l'infection.

L'existence d'un complexe est le plus souvent décelable sans coloration, mais pour une mise en évidence plus nette des divers organes du Rhizomycète, nous avons avantageusement utilisé divers colorants. Nous avons soumis les coupes du matériel frais à l'action des substances suivantes :

a) Le bleu de méthylène, qui teint fortement le cytoplasme fongique et met en évidence les noyaux, tant dans les filaments du champignon que dans les cellules de l'hôte.

b) Le bleu de Unna qui nous révèle la présence de corpuscules métachromatiques.

c) Le bleu Coton C4B qui colore la callose.

d) Le chlorure de zinc iodé (un colorant de la cellulose).

e) Le rouge de ruthénium (un colorant des substances pectiques).

Ces trois derniers produits fournissent des indications sur la nature des membranes.

2° *Etude du matériel frais après fixation et coloration.* —

Des fragments isolés de racines fraîches, de 0,5 cm à 1 cm de longueur, ont été fixés à l'aide du mélange picro-formolé de Duboscq-Brasil, inclus dans la paraffine, coupés longitudinalement ou transversalement, puis colorés par l'hématoxyline de Heidenhaim suivie de l'éosine. Nous avons éprouvé beaucoup de difficultés à réaliser de bonnes préparations dans le matériel étudié. La dureté des membranes cellulaires rendait l'exécution des coupes très pénible ; de plus, l'épaisseur des parois et leur nature chimique — présence d'acide filici-tannique de LACHMANN [81] — faisaient que les préparations étaient empâtées en dépit d'une régression de longue durée. Parallèlement à cette méthode de coloration par l'hématoxyline, nous avons utilisé la coloration de Feulgen pour la mise en évidence des noyaux.

3° *Etude du matériel sec* (échantillons d'herbiers). —

L'observation de très nombreux échantillons prélevés dans les collections sèches a été rendue possible grâce à une action prolongée (de huit jours à trois semaines) du lactophénol d'Amman sur des fragments de racines et de rhizomes. Le ramollissement complet des matériaux nous a permis d'y

pratiquer des coupes et, après un rapide passage à l'eau de Javel, suivi d'un bon rinçage à l'eau, de faire agir sur elles les mêmes colorants que sur du matériel frais.

ORDRE DE NOTRE ÉTUDE DES FAMILLES DE PTÉRIDOPHYTES

Le vaste monde des Ptéridophytes comprend plusieurs ordres : les Filicales, les Equisétales, les Lycopodiales et les Psilotales possèdent encore des représentants vivants.

Les tentatives faites pour réaliser une classification logique de ces végétaux ont conduit leurs auteurs à adopter des solutions variées. Pourtant un certain nombre de caractères ont incité les ptéridologistes à respecter quelques grands principes pour établir une classification des Cryptogames Vasculaires.

Nous ne pensons qu'obéir à ces principes en entreprenant notre étude dans l'ordre suivant :

En ce qui concerne les Filicales, nous examinerons tout d'abord les Eusporangiées (*Ophioglossaceae* et *Marattiaceae*) dont on s'accorde à reconnaître l'archaïsme; viendront ensuite les *Osmundaceae* aux caractères intermédiaires entre ceux des Eusporangiées et ceux des Leptosporangiées, enfin nous traiterons des Leptosporangiées elles-mêmes.

L'étude de celles-ci comprendra successivement celle des *Schizaeaceae*, des *Matoniaceae* et des *Gleicheniaceae*, puis des *Hymenophyllaceae*, des *Loxsomaceae*, des *Cyatheaceae*, enfin des *Polypodiaceae*.

Pour terminer, nous réunirons dans un même groupe les *Parkeriaceae*, les *Marsileaceae* et les *Salvinaceae* dont les affinités particulières sont très différentes mais que rapproche le même habitat.

Notre exposé des autres ordres de Ptéridophytes commencera par les Equisétales que leur mode de vie habituel rapproche des Hydroptéridales. Nous traiterons ensuite des Lycopodiales : *Lycopodiaceae*, *Selaginellaceae*, et *Isoetaceae*.

Enfin l'étude des mycorrhizomes des Psilotales, dont la position systématique est mal définie et dont les représentants sont considérés comme des reliques des Ptéridophytes primitives, nous permettra d'évoquer les associations fongiques des Psilophytales.

OPHIOGLOSSACEAE

De nombreux caractères anatomiques incitent à accorder une haute antiquité aux *Ophioglossaceae*; il est encore impossible de fonder ces vues sur des restes fossiles.

Plusieurs auteurs (SEWARD [123], vol. II, p. 427) ont pensé que les formes vivantes d'*Ophioglossaceae* seraient affines à certaines *Coenopteridaceae* (notamment des *Botryopterideae*) : par ses sporanges et ses sporophylles, le *Botrychioxylon* se rapproche des *Ophioglossaceae* (DARRAH [44]); d'autre part les premières Fougères porteuses de sporanges retrouvées à l'état fossile étaient pourvues de feuilles sporangifères différenciées comme chez les *Ophioglossaceae* ou chez les *Osmundaceae*. Les *Marattiaceae* créent des liens entre les *Ophioglossaceae* et les autres Ptéridophytes actuelles.

La famille des *Ophioglossaceae* ne comprend que trois genres; parmi eux, le genre *Helmintostachys* serait le plus évolué; en dépit de quelques caractères que ne partagent pas les *Ophioglossum* et les *Botrychium*, il se rattache d'une manière indiscutable aux *Ophioglossaceae*.

Si quelques espèces du genre *Ophioglossum* se rencontrent encore dans les régions tempérées, voire froides, c'est dans la zone intertropicale qu'il faut cependant rechercher la plupart des représentants actuels de ce genre, à l'inverse de ce qui s'observe chez les *Botrychium*.

Les *Euophioglossum* et les *Botrychium* sont exclusivement terrestres. D'autres sous-genres d'*Ophioglossum* sont épi-phytes.

Les premières observations de « masses pâteuses » dans certaines cellules de l'écorce des racines des Ptéridophytes remontent à des temps lointains (VAN TIEGHEM [136]); à partir du jour où la notion de mycorrhize est devenue classique, elles ont été l'objet de maintes investigations.

Une revue commentée des travaux relatifs aux *Ophioglossaceae* est due à BURGEFF ([25], p. 167). Tout au cours du

cycle de ces végétaux, la symbiose fongique semble de règle. GRÉVILLIUS [58] signale que tous les *Botrychium* sont envahis, mais à des degrés divers, par des « pelotes » de filaments que relie entre elles des hyphes inter ou intracellulaires. L'absence de l'endophyte n'a été reconnue d'une manière absolue que chez les sporophytes adultes de l'*Helmintostachys zeylanica* (L.) Hook. Les examens des prothalles ont une grande importance, pour plusieurs raisons :

- Ces prothalles, très rarement rencontrés, sont tubérisés;
- Ils sont constamment infectés par un champignon;
- Leur position hypogée en fait des organes incolores, donc à vie saprophytique.

Nous réunissons ci-dessous les espèces que nous avons examinées et nous indiquons leur provenance (*), les résultats positifs ou négatifs de la recherche des mycorrhizes que nous avons effectuée.

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
<i>OPHIOGLOSSUM</i>			
s.g. <i>Euophioglossum</i>			
<i>lusitanicum</i> L.	Calvi	Len	+
	Hyères	Lev	+
	Madère	Lev	+
	Bonifacio	Lev	+
	Pau	Len	+
	Tanger	Len	+
<i>gramineum</i> Willd. var.			
<i>gracillinum</i> Welw. ..	Oubangui	L T	+
<i>Gomezianum</i> Welw. ...	Yalinga	L T	+
<i>capense</i> Sw.	S.-O. Africain ...	L T	+
<i>rubellum</i> Welw.	Gabon	L T	+
<i>ovatum</i> Bory	Nossi-Bé	Len	+
<i>crotalophoroïdes</i> Walt. .	Bolivie	Len	+
<i>vulgatum</i> L.	Normandie		+
	Dauphiné	Lev	+
	Durban	Lev	+

(*) Les abréviations : Ch, H, Lam, Len, L T, Lev, M, Mor, T-B, V, désignent respectivement les Herbiers : Chauvin, Husnot, Lamouroux, Lenormand, Le Testu, Léveillé, Monin, Morière, Tardieu-Blot, Vieillard.

Lorsque toute abréviation fait défaut, cela indique que nous avons disposé de matériel frais récolté dans la station indiquée.

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
<i>vulgatum</i> L. f. <i>platy- phyllum</i>	Catalogne	Len	+
<i>costatum</i> R. Br.	Fort-de-France ..	Len	+
	Nouv.-Calédonie .	V	+
	Yalinga	L T	+
s.g. <i>Ptiloneura</i>			
<i>reticulatum</i> L.	Afrique Orientale	Len	+
	Oubangui	L T	+
	Brésil	Len	+
s.g. <i>Ophioderma</i>			
<i>pendulum</i> L.		Len	+
s.g. <i>Cheiroglossa</i>			
<i>palmatum</i> L.		H	+
BOTRYCHIUM			
<i>lunaria</i> (L.) Sw.	Mont-Blanchard .	Lev	+
	Lautaret	Lev	+
	Pyrénées		+
	Normandie	Len	+
<i>ternatum</i> (Thbg) Sw. ..	Japon	Len	+
<i>obliquum</i> Mühl.	Canada	Len	+
<i>lanceolatum</i> (Gmel.)			
Angs.	Nord de l'Europe	Len	+
<i>boreale</i> (Fr.) Milde	Norvège	Len	+
<i>lanuginosum</i> Wall.	Indes	Len	+
<i>matricariae</i> (Schr.) Spr.	Prusse Orientale.	Lev	+
	Saint-Péterbourg.	M	+
<i>rutaeifolium</i> A. Br.	Archangelsk	Lev	+
<i>virginianum</i> (L.) Sw. ..	Orégon	Len	+
	Chine	Len	+
<i>subbifoliatum</i> Brack. ..	Hawaï	Len	+
<i>simplex</i> Hitch.	Prusse Orientale.	Len	+
HELMINTOSTACHYS			
<i>zeylanica</i> (L.) Hook ...	Chine	Len	—
	Java	Len	+

I. — LE GENRE *OPHIOGLOSSUM*

Nous avons déjà rappelé dans un travail antérieur (BOULARD [12]) les caractères essentiels de l'endophyte de l'*O. vulgatum*. Les vésicules, qu'à ce moment nous n'avions pas vues, nous sont depuis apparues nombreuses. Il peut s'en faire plusieurs par cellule-hôte.

Les hyphes montrent de nombreux noyaux, souvent appariés (Pl. I, fig. 1), caractère vraisemblablement dû à de fréquentes mitoses. Lorsque se constitue une masse informe de Champignon en digestion dans la cellule-hôte, le noyau de la Fougère paraît absolument normal, mais ceux de la plage fongique en cours de phagocytose semblent dégénérer. Empâtés par l'hématoxyline, et de forme variable, arquée, allongée, ils font l'effet d'organites voués à une fin prochaine (Pl. I, fig. 2). Lorsqu'il ne subsiste plus que des ptyosomes (*) ceux-ci sont acaryotes (Pl. I, fig. 3 et 6). Les colorations par la méthode de Feulgen nous l'ont confirmé. Les ptyosomes constituent bien l'ultime phase de la phagocytose (Pl. I, fig. 7); ce sont des résidus fongiques.

Les racines, comme l'a montré BURGEFF [25], sont très riches en huile. Nous l'avons surtout constaté chez les *O. vulgatum* et *O. costatum*. Nous partageons l'opinion de BURGEFF qui admet un gain d'huile par la plante-hôte grâce à l'apport du Champignon. Localisées dans les vésicules de celui-ci qui en sont gorgées (Pl. I, fig. 4 et 5), les réserves grasses sont libérées dans les cellules-hôtes en fin d'hiver (mars); de nombreuses vésicules dégénéreraient en pourvoyant en huile, partiellement au moins, les racines de l'hôte.

Nous avons étudié la totalité des racines d'un pied d'*O. vulgatum* et nous n'y avons pas trouvé une proportion élevée de cellules envahies par le Champignon. Le rapport du nombre de celles-ci à celui des cellules indemnes était le même dans chacune des 19 racines d'un sporophyte âgé, qu'elles soient anciennes ou jeunes.

(*) Au mot « sporangioles » communément employé depuis les recherches de JANSE [70], nous avons préféré le terme de « ptyosomes » proposé par BURGEFF [25]. Nous partageons en effet l'avis de cet auteur qui écrivait (p. 178) : « Die « Sporangiole » oder « Prosporoidi » zur Vermeidung der wenig glücklichen an Fortpflanzungsorgane erinnernden Namen als *Ptyosomen* bezeichnet. »

Les parties vieilles des racines présentent en surface un réseau lâche de mycélium brun septé. L'existence de cloisons présentées par ces hyphes externes n'exclut pas la possibilité que ces derniers soient en continuité avec le mycélium intracellulaire ; ce réseau lâche ne nous a pas semblé mériter l'appellation de « mycorrhize ectotrophe » que lui a appliquée BRUCHMANN [19].

Le rhizome est toujours indemne. Les files de cellules corticales infectées des racines sont à peu près continues, mais brusquement, l'infection cesse au raccord de l'écorce de la racine avec celle du rhizome qui lui fait suite, et dont les caractères anatomiques sont pourtant les mêmes ! Nous l'avons remarqué chez toutes les *Ophioglossaceae* que nous avons étudiées.

L'examen de jeunes formations adventives sur une racine-mère (on désigne ainsi la racine qui a engendré un sporophyte complet en un point quelconque de son parcours), nous a indiqué que les files de cellules hébergeant l'endophyte sont continues dans celles-ci alors que le rhizome néo-formé, même très court, est immun. Un pied d'*O. vulgatum* plus âgé, porteur d'une fronde de 8 cm de hauteur, pourvu du bourgeon latéral renfermant la fronde de l'année suivante, a révélé des mycorrhizes dans ses trois racines mais le rhizome était exempt de champignon.

Des racines abandonnées à elles-mêmes en novembre 1952 dans le but d'assister à leur décomposition ont été examinées en mars 1953. Elles se sont montrées riches en masses informes, globuleuses, isolées, que nous tenons pour des ptyosomes ; à côté d'elles, d'autres organes pourvus d'une abondante réserve lipidique et parfaitement sphériques, pouvaient être considérés comme des vésicules. Ces vésicules sont les seuls vestiges vivants du champignon ; leur taille est rigoureusement constante et voisine de 20 μ . De telles formations ont été vues chez les *O. vulgatum*, *O. palmatum*, *O. costatum*. Les figures données par CAMPBELL [33] de vésicules de l'*O. pendulum* témoignent de la richesse en noyaux de ces organes.

Les racines enterrées depuis plusieurs mois ne pourrissant pas, nous comprenons les grosses possibilités d'une multiplication végétative signalées jadis par POIRAULT [113] et récemment par WARDLAW [137].

La néo-infection des racines a lieu vers le mois d'octobre car à cette époque de l'année les racines anciennes et noircies montrent la fin de la phagocytose de l'endophyte alors qu'il y a de nombreux hyphes en bon état dans les assises les plus externes des racines jeunes.

L'examen des racines d'*O. vulgatum* prélevées dans les plates-bandes du Jardin Botanique de Caen nous a permis d'observer une infection des assises périphériques de l'écorce radicale par des éléments moniliformes du type « *Rhizoctonia* », en sus de l'infection par un endophyte du type « phycomycétoïde ».

II. — LE GENRE *BOTRYCHIUM*

Le cas des *Botrychium* ne diffère par rien d'essentiel de celui des *Ophioglossum* et nous confirmons ainsi l'opinion de GRÉVILLIUS [58].

Dans toutes les espèces l'infection se développe dans les 3^e et 4^e assises de l'écorce bien qu'il puisse y avoir jusqu'à sept assises envahies (*B. lanceolatum*). HOLLE [67] a cru devoir discerner des variations dans l'infection, selon que les racines sont à xylème de structure diarche ou mésarche; ces variations ne nous sont pas apparues.

Le mycélium sain, pelotonné (Pl. I, fig. 8) et les plages de cellules des racines où l'endophyte est en cours de phagocytose (Pl. I, fig. 9), présentent le même aspect que chez les *Ophioglosses*.

Les divers *Botrychium* que nous avons examinés, bien que provenant de stations fort éloignées les unes des autres, ont été récoltés sensiblement au même moment de leur développement, celui de leur fructification, ce qui explique l'aspect uniforme que nous avons généralement observé : hyphes plus ou moins vides, ptyosomes abondants, groupés en un amas central dans la cellule-hôte. Le *B. lunaria* nous a toutefois montré des vésicules d'environ 20 μ de diamètre, que l'étude cytologique nous a révélées de structure multinucléée; les hyphes, aux rares cloisons très irrégulièrement disposées, renferment également de nombreux noyaux. Dans des coupes du même *Botrychium* nous avons rencontré des pelotons d'hyphes de diamètre normal, densément entortillés, donnant

naissance par digestion à une masse grumeleuse unique.

L'immunité du rhizome se manifeste par une limite nette située juste à sa base; la frontière de l'infection est donc aussi bien marquée que chez les *Ophioglossum*.

III. — LE GENRE *HELMINTOSTACHYS*

Chez l'*H. zeylanica*, nous confirmons l'immunité déjà signalée (LANG [83]) dont jouit la plante adulte en ce qui concerne les échantillons de Chine provenant de l'Herbier Lenormand; mais dans les racines des exemplaires de Java issus du même herbier, nous avons observé, dans de rares cas, de gros hyphes localisés dans les assises périphériques de l'écorce des racines.

IV. — CONCLUSIONS

Nos observations confirment le caractère constant d'une association des *Ophioglossaceae* avec un Rhizomycète, sauf dans le cas de l'*Helmintostachys zeylanica* où elle n'est qu'exceptionnelle chez la plante adulte.

Si les tentatives d'isolement du champignon endophyte sont demeurées vaines, ou incertaines, il ne faut pas en conclure qu'il ne connaît pas de phase de vie libre; l'infection des racines successives d'un même pied, compte tenu de l'immunité du rhizome, semble prouver le contraire.

Le mycélium asepté, intracellulaire, progresse rapidement jusqu'aux assises 3 et 4 de l'écorce, où il forme des arbuscules, puis des ptyosomes; il peut en outre développer des vésicules sphériques, de 20 μ de diamètre environ.

GALLAUD [55] place les mycorrhizes de ce type, à infection intracellulaire constante, dans la série de celles du *Paris quadrifolia* et BURGEFF [25] les range parmi les mycorrhizes « thamniscophages ». Nous reconnaissons le bien-fondé de ces assertions; cependant les pelotons denses des *Botrychium* et la coalescence de leurs ptyosomes en une masse unique centrale nous invitent à rapprocher leurs mycorrhizes de celles des *Orchidaceae*. L'endophyte des *Botrychium* occuperait ainsi une situation intermédiaire entre les types « thamniscophage » et « tolypophage ».

L'existence d'une symbiose aussi constante chez les plantes aux habitats variés et à l'extension géographique élargie vers les régions tempérées par quelques espèces reliques de climats plus chauds, ne peut manquer d'inciter à comparer les *Ophioglossaceae* aux *Orchidaceae*. Cette comparaison se trouve soutenue si on considère les prothalles : la répartition de l'endophyte dans les tissus des prothalles massifs est celle qu'on observe dans les protocormes d'*Orchidaceae*. En ce qui concerne les racines, alors que chez les *Ophioglossaceae* c'est la totalité des racines du végétal qui est mycorrhizienne, chez les *Orchidaceae* quelques racines au moins demeurent toujours immunes.

Le problème de la germination des spores d'*Ophioglossaceae* (auquel nous avons déjà consacré maints efforts, en vain), réplique de celui de la germination des graines d'*Orchidaceae*, ne semble pas attendre d'autre solution que l'apport de l'endophyte ou la réalisation de conditions équivalentes à la symbiose. Ces conditions spéciales devront être déterminées pour que le mystère de l'obtention des prothalles en laboratoire soit enfin dissipé. Les résultats de CAMPBELL [29] et ceux de BRUCHMANN [21] relatifs respectivement à l'*O. pendulum* et au *B. lunaria*, sont très suggestifs à cet égard. Le jeune gamétophyte de l'*O. pendulum* est déjà l'objet d'une infection mycoprothallienne dès le stade à quatre cellules; BRUCHMANN [21] attribue aux hyphes présents dans les tissus du gamétophyte du *B. lunaria* un rôle capital dans le développement.

Les *Ophioglossaceae* ont peut-être évité les difficultés de la germination de leurs spores en assurant elles-mêmes leur multiplication par voie végétative; elles disposent en effet de puissants moyens de régénération à partir de fragments minimes de leurs sporophytes, qu'il s'agisse de portions de racines (*) ou de fragments de tige.

L'aspect « leathery » du feuillage et la réduction extrême de l'*O. simplex* ont été interprétés par BOWER [14] comme

(*) Nous rappellerons à ce sujet le parallélisme qui existe entre la formation de bourgeons adventifs sur les racines d'Ophioglosses et le mode de multiplication végétative des *Neottia* (*Orchidaceae*) dont PRILLIEUX [115] a fait connaître le mécanisme. Chez ces deux plantes à symbiose continue et obligatoire, dans la nature, un même mode de multiplication pallie les difficultés de la germination.

pouvant être les conséquences d'une haute adaptation à la symbiose, avec réduction corrélative de la photosynthèse. Il nous paraît difficile d'admettre qu'une photosynthèse déficiente soit suppléée par la présence d'un champignon endophyte, surtout lorsque, comme c'est le cas chez les *Ophioglossaceae*, les points d'entrée et de sortie du champignon dans le sol sont rares sur les racines jeunes. Cependant il existe chez elles des organes souterrains (jeunes plantules par exemple) dont le développement peut nécessiter plusieurs années avant qu'une première feuille paraisse à la surface du sol et ces végétaux incolores sont alors saprophytes.

La présence constante du champignon peut rendre partiellement vraisemblable l'hypothèse de BOWER appliquée à un sporophyte adulte réduit (*O. simplex*); néanmoins, la disparition presque totale de l'amidon des cellules-hôtes (sauf peut-être chez certains *Botrychium*) permet de penser que le champignon utilise les hydrates de carbone plutôt qu'il ne les draine vers elle.

Une autre manière de voir consiste à admettre que l'*O. simplex* était originellement simple : les tout premiers végétaux vasculaires terrestres, en effet, ne connurent d'autre appareil aérien que des axes porteurs de sporanges et le reste du végétal plus massif, était souterrain, tubérisé, parfois mycorrhizomateux.

Toutes ces considérations montrent l'intérêt que présente l'étude de la mycotrophie chez les *Ophioglossaceae*; cette famille est susceptible d'apporter de précieux documents lorsque nous considérerons les autres formes archaïques de Ptéridophytes.

MARATTIACEAE

Alors que nous ne possédons pratiquement pas de restes fossiles d'*Ophioglossaceae*, les paléobotanistes ont identifié des fossiles de *Marattiaceae* dans les terrains carbonifères et permien, l'apogée de cette famille se situant au secondaire (DARRAH [44], p. 85).

Cette famille, qui ne subsiste plus que dans la zone inter-tropicale, comprend trois genres principaux : *Angiopteris*, *Marattia* et *Danaea*; les autres genres, monotypiques, sauf le genre *Christensenia*, sont étroitement localisés à la région malaise.

Il est difficile de la rapprocher d'une autre famille actuelle : si certains caractères la font voisine des *Gleicheniaceae*, l'archaïsme de ses sporophytes et l'origine pluricellulaire de ses sporanges la rendent proche des *Ophioglossaceae*.

Nous verrons que c'est encore une famille à symbiose constante. Après que Russow eût parlé de « masses en grumeaux » [115] chez certaines *Marattiaceae*, et que KUHN [76] eût vu les liens qui existent entre les masses et des hyphes fongiques, WEST [135] fit sur les sporophytes une étude importante et joignit à l'examen de plusieurs espèces des observations relatives aux gamétophytes. Les prothalles étudiés par WEST [135] et d'autres par CAMPBELL [32] sont tous infectés par un champignon dont les caractères se superposent à ceux de l'endophyte des sporophytes des espèces correspondantes.

Bien que les Herbiers de l'Institut Botanique de Caen renferment un grand nombre d'échantillons de *Marattiaceae*, la taille élevée de ces Fougères nous a privé le plus souvent des racines. Nos observations se sont donc limitées à l'étude de l'*Angiopteris evecta* (Forst.) Hoffm. vivant, et de quelques *Danaea* de l'herbier Lenormand.

Le tableau suivant indique la provenance des espèces que nous avons étudiées :

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
<i>ANGIOPTERIS</i>			
<i>evecta</i> (Forst.) Hoffm. .	Cherbourg (ser- res)		+
<i>DANAEA</i>			
<i>elliptica</i> Sm.	Guadeloupe	Len	+
<i>Leprieurii</i> Kze	Guyane	Len	+
<i>simplicifolia</i> Rudge ...	Guyane	Len	+

I. — L'ANGIOPTERIS EVECTA

Le mycélium de l'endophyte de l'*A. evecta* présente à l'extérieur de la racine quelques cloisons. Le plus souvent intracellulaire en périphérie, il devient intercellulaire dans les assises plus profondes de l'écorce (Pl. II, fig. 1). A ce moment il fait saillie par les ponctuations des membranes de l'hôte dans les lumières des cellules et différencie des arbuscules. Ce phénomène net concorde avec ce qu'a vu BURGEFF ([25], p. 166).

La limitation du Rhizomycète se manifeste par des masses abondantes localisées dans les assises 8 et 9 de l'écorce; au sein ou au voisinage de ces masses, on peut distinguer quelques fragments de gros hyphes qui sont reliés par des trabécules aux parois de la cellule-hôte. Les masses résiduelles que n'altère pas l'eau de Javel, se colorent faiblement sous l'action du chlorure de zinc iodé. Beaucoup plus intense est la coloration par le rouge de ruthénium, qui témoigne de leur richesse en composés pectiques.

Les cellules envahies par l'endophyte sont plus petites que les autres et sensiblement isodiamétriques; les cellules à tanin sont indemnes.

Les racines demeurent immunes sur une longueur de plusieurs centimètres à partir de la coiffe.

II. — LES *DANAEA*

La structure de la racine est très particulière. A l'assise pilifère fait suite une zone corticale externe (de 4 à 6 assises de cellules), puis un anneau fibreux (le stéréome) sépare cet exocortex d'un endocortex plus épais (6 à 8 assises de cellules) que termine un endoderme aux cellules très grandes: la stèle présente une structure dictyostélisque.

Les aspects de l'infection confirment ce que WEST a déjà vu chez deux espèces de *Danaea*. Elle est constante chez les espèces étudiées.

Le mycélium est d'un diamètre très variable et si les hyphes assez fins (3 μ . de diamètre) dominant, on rencontre chez le *D. simplicifolia* (et à un degré moindre chez le *D. elliptica*) de gros filaments (6 μ) dans les assises les plus profondes. Le mycélium progresse sans ordre. Ce n'est que dans les assises voisines de l'anneau de stéréome qu'il prend l'aspect pelotonné (Pl. II, fig. 2). Les hyphes sont très vacuolisés et presque uniquement intracellulaires. La présence de l'endophyte dans une cellule entraîne la disparition des réserves hydrocarbonées.

Les vésicules sont du type de celles décrites par WEST, et, chez le *D. elliptica*, elles sont particulièrement abondantes.

La plante-hôte limite l'extension du champignon par une énergique phagocytose qui a pour siège, contre l'anneau de stéréome, l'assise la plus profonde de l'exocortex. Les cellules de cette assise sont aisément reconnaissables à leur contenu gris, granuleux, au sein duquel on ne distingue le plus souvent que des fragments de gros troncs mycéliens (Pl. II, fig. 3).

Dans les racines âgées que nous avons observées, cette file presque ininterrompue de cellules à masses résiduelles constitue le seul témoin d'une infection antérieure.

Nous ne doutons pas de l'existence antérieure d'arbuscules. Nous pensons que seule leur altération rapide nous a empêché de les voir. Le matériel dont nous avons disposé provenait exclusivement de collections sèches. Nous ne croyons pas qu'il y ait un stade « à ptyosomes », mais plutôt une lyse généralisée des extrémités les plus ténues des arbus-

cules, à l'origine des masses informes que renferme l'assise ultime de l'exocortex, car les masses présentent un aspect uniforme, finement granuleux.

Les cellules de l'assise pilifère des racines de *D. elliptica* hébergent un *Rhizoctonia*. C'est à cette infection accessoire commune que nous rapportons les éléments figurés par WEST ([135], fig. 9, p. 96) et qu'il appelle « foreign spore-like bodies ».

III. — CONCLUSIONS

Le mycélium intracellulaire puis intercellulaire et la présence d'arbuscules non localisés, observés par GALLAUD ([55], p. 40) chez le champignon endophyte de l'*Angiopteris Durvilleana*, lui font placer celui-ci à côté du rhizomycète de l'*Arum maculatum*. Nous pensons que c'est dans cette même série qu'il convient de ranger le rhizomycète qui infecte l'*A. evecta*, champignon nommé par WEST : *Stigeosporium Marattiacearum*.

Par contre, l'endophyte des *Danaea*, qui est presque uniquement dans les cellules et produit des arbuscules dans une assise déterminée (la plus profonde de l'exocortex) se situe dans la même série que l'endophyte du *Paris quadri-
folia* de GALLAUD [55].

Si nous nous référons aux « types » de BURGEFF [25], c'est au sein des mycorrhizes du type « thamniscophage » (comme les *Ophioglossaceae*) que nous placerons les complexes que constituent les *Marattiaceae* avec des rhizomycètes.

Le rhizomycète qui infecte les racines des *Danaea* présentant des caractères différents de celui qu'hébergent les cellules corticales de l'*Angiopteris* (le *S. Marattiacearum* de WEST), il est intéressant de rappeler que les deux genres de Fougères appartiennent à deux phylums, tôt différenciés, des *Marattiaceae* actuelles : le premier aux sporanges soudés (*Danaea*), le second aux sporanges libres (*Angiopteris*).

Dans ces végétaux, dont l'ancienneté est reconnue par tous, la coexistence de mycothalles et de mycorrhizes assure une symbiose continue.

BOWER ([14], t. I, p. 119) trouve que le champignon est peu phagocyté dans les prothalles des *Marattiaceae* et il consi-

dère cet endophyte comme un parasite; STARK [125] en fait un commensal obligatoire. Les tentatives de son isolement sont demeurées vaines, en dépit des efforts de WEST [135] et de BURGEFF [25], de sorte que l'on ne peut former que des hypothèses en ce qui concerne les rapports nutritifs entre l'hôte et le rhizomycète.

OSMUNDACEAE

Les restes les plus anciens d'*Osmundaceae* ont été trouvés dans des terrains permien de Russie par EICHWALD [50]. L'importance de la famille durant l'ère secondaire peut n'avoir été que l'extension de nombreuses formes nées au cours de l'ère primaire.

Elle ne comprend plus actuellement que trois genres; le genre le plus répandu et le plus richement représenté est le genre *Osmunda*. Les *Osmunda* ont une aire de répartition très vaste dans les deux hémisphères; les *Todea*, par contre, sont très localisés (Nouvelle-Zélande, Australie).

Ces Ptéridophytes allient des traits d'Eusporangiées typiques à des caractères de Leptosporangiées; elles témoignent de l'origine très lointaine des deux grands groupes de Filicales.

Même tenues pour de pures Leptosporangiées, la position de leurs spores montre leur caractère primitif. Les prothalles y sont du type cordé, charnus. Ils sont plus massifs que ceux des Leptosporangiées typiques mais, comme eux, chlorophylliens.

Les observations dont quelques *Osmundaceae* ont été l'objet jusqu'à présent ont fourni des résultats contradictoires. Les deux générations, gamétophytique et sporophytique, ont été étudiées. D'après les données que nous possédons, nous sommes tenté de conclure à l'existence d'une symbiose occasionnelle chez les prothalles, constante chez les sporophytes. Nous allons rendre compte ici du résultat de nos recherches.

Nous avons étudié les espèces suivantes :

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
<i>TODEA</i>			
<i>barbara</i> (L.) Moore ...	Cherbourg		+
<i>OSMUNDA</i>			
<i>regalis</i> L.	Caen		+
	Cherbourg		+
<i>regalis</i> L. var. <i>japonica</i> Thbg.	Nagasaki	Len	+
<i>cinnamomea</i> L.	Dalat		+

I. — L'*OSMUNDA REGALIS*

Si VAN TIEGHEM [136] observa jadis des amas grisâtres entourés d'hyphes, parasites selon lui, dans les cellules du médio-cortex de l'*O. regalis*, STAHL [127] n'en vit pas; mais, plus récemment, ils ont été retrouvés par DOMINIK et TRUSZKOWSKA [46].

Les racines d'*O. regalis* que nous avons examinées nous ont révélé une infection mycorrhizienne constante mais limitée à quelques rares plages seulement; leur rareté explique pourquoi elles ont échappé à STAHL.

Les plus grosses racines n'en présentent plus. Dans les racines jeunes, le mycélium est pelotonné dans les cellules où il se propage. Il est asepté et possède de jolis noyaux chez lesquels la coloration à l'aide du bleu de méthylène met en évidence un ou deux nucléoles, et que l'hématoxyline teint fortement (Pl. II, fig. 8). Les hyphes, de gros diamètre (8 μ), ne s'enroulent généralement qu'une ou deux fois à l'intérieur de la cellule; mais parfois ces pelotons sont plus denses.

Une racine infectée présente successivement : l'assise pilifère, une ou deux assises de cellules gorgées d'amidon, une assise envahie par des hyphes vigoureux qui ont rapidement traversé les assises précédentes, deux ou trois assises de cellules où l'endophyte est en voie de phagocytose, enfin

l'endoderme et la stèle (Pl. II, fig. 4). L'eau de Javel éclaireit les masses d'hyphes intracellulaires; elle permet alors de reconnaître les fins filaments qui les constituent et qui sont des ramifications répétées de gros hyphes, unies à des plages granuleuses de protoplasme fongique qui s'est répandu dans la cellule-hôte. La coloration par la méthode de Feulgen met en évidence les noyaux du champignon épars dans la plage granuleuse (Pl. II, fig. 5), et l'hématoxyline colore aussi ces noyaux intensément. Ils sont voués à une fin prochaine, car l'examen des stades ultérieurs de phagocytose ne montre plus que des résidus cytoplasmiques.

L'endophyte différencie des vésicules; celles-ci sont en continuité avec l'hyphe qui les a produites; elles sont sphériques, de 15 μ de diamètre environ; riches en gouttelettes graisseuses. Les coupes traitées à l'hématoxyline permettent d'observer dans chacune des vésicules de nombreux noyaux (jusqu'à 30) (Pl. II, fig. 7).

La coloration à l'aide du bleu de Unna met en évidence de nombreux corpuscules métachromatiques, tant dans les vacuoles des hyphes que dans celles des vésicules (Pl. II, fig. 6).

Nous n'avons pas rencontré de noyaux des cellules-hôtes déformés, contrairement à ce que MOTTIER [103] indique dans les cellules du gamétophyte de l'*O. claytoniana*.

Le chlorure de zinc iodé et l'acide iodhydrique iodé colorent les membranes du champignon respectivement en bleu et en violacé, mais ne colorent nullement les masses fongiques désorganisées.

Dans les racines nouvellement infectées nous n'avons observé que les pelotons sains de la quatrième assise corticale.

Malgré la rareté des plages envahies le champignon est susceptible de jouer un rôle dans le développement de son hôte (*).

(*) Qu'on se souvienne de l'aspect normal, tubérisé, d'un pied de *Loroglossum hircinum* Rich. examiné par Noël BERNARD et dont une seule de ses douze racines était infectée.

II. — AUTRES OSMUNDACEAE

La variété *japonica* de l'*O. regalis* et l'*O. cinnamomea* présentent aussi des mycorrhizes. L'endophyte qui entre dans leur constitution est du type de celui de l'*O. regalis* que nous venons d'étudier.

Le sporophyte de *Todea barbara* est également infecté par un champignon à vésicules dont les caractères sont les mêmes que ceux de l'endophyte des *Osmunda*.

III. — CONCLUSIONS

Nous concluons à des mycorrhizes constantes dans le sporophyte des *Osmundaceae* et nous plaçons ce complexe dans le type « tolypophage » de BURGEFF, en raison de sa ressemblance avec celui des *Orchidaceae*, et malgré l'anomalie que constitue ici la présence de vésicules (signalées exceptionnellement chez les *Orchidaceae*).

Un semis de spores d'*O. regalis*, effectué au laboratoire sur terre de bruyère non stérilisée, nous a fourni des prothalles qui se sont développés sans qu'intervienne une symbiose fongique.

Nous avons dit plus haut, en considérant les sporanges, la position intermédiaire qu'occupent les *Osmundaceae*. C'est une semblable position qu'on est en droit de leur accorder du point de vue de la mycotrophie. Tenues pour plus évoluées que les familles précédentes, les *Osmundaceae* ne sont plus astreintes à une symbiose constante avec un champignon pour le développement de leurs prothalles; nos observations, jointes à celles des auteurs anciens, plaident en faveur de cette manière de voir.

La symbiose ne revêt plus qu'un caractère occasionnel chez les gamétophytes de ces Ptéridophytes. Quant aux sporophytes, ils demeurent constamment infectés; cette phase du cycle de leur développement semble avoir conservé des liens plus étroits avec une infection fongique; nous y voyons un trait antique que le cas de l'*Osmundites Dowkeri*, examiné plus loin (p. 120), permet d'affirmer.

SCHIZAEACEAE

C'est seulement dans les premiers terrains jurassiques qu'ont été reconnus d'indiscutables restes de *Schizaeaceae* fossiles.

Les *Schizaeaceae* actuelles comprennent trois genres aux nombreuses espèces, auxquels s'ajoute le genre *Mohria* beaucoup plus réduit. Leur répartition est assez vaste; toutefois elles sont surtout tropicales; les genres *Schizaea* et *Lygodium* sont les plus répandus. Les stations qu'elles occupent sont très variées : rochers, sous-bois humides, marécages.

Cette famille est dite « synthétique » par les ptéridologistes systématiciens. Elle renferme en effet des types aux caractères très divers, ce qui rend sa place indécise parmi les autres Leptosporangiées. Néanmoins nous pensons qu'elle se rattache aux Marginales primitives (*).

Les mycôthalles du *Schizaea pusilla* ont été décrits par BRITTON et TAYLOR [15], et BOWER [14], intéressé par cette infection, l'a élevée au rang de « definite mycorrhizic relation » (vol. I, p. 279).

L'indication d'une infection fongique du *Lygodium japonicum* au stade sporophytique, et de celle des premières racines du jeune *Schizaea pusilla* sont les seuls documents que nous possédions sur les sporophytes.

Nos observations ont été faites exclusivement sur des sporophytes adultes appartenant aux nombreuses espèces énumérées dans le tableau ci-contre.

Seules quelques espèces de cette liste retiendront notre attention.

(*) On entend par ce terme les Fougères dont les frondes fertiles portent leurs sporanges sur le bord (la marge), par opposition à celles pourvues de sporanges disposés à la surface du limbe de la fronde, et qui constituent les « superficielles ».

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
SCHIZAEAE			
SCHIZAEA			
s.g. <i>Actinostachys</i>			
<i>laevigata</i> Mett.	Nouvelle-Caléd. ..	V	+
<i>intermedia</i> Mett.	Nouvelle-Caléd. ..	Len	+
<i>digitata</i> (L.) Sw.	Ceylan	Len	+
<i>pennula</i> Sw.		H	+
<i>Germani</i> (Fée) Pr.	Guadeloupe	H	+
s.g. <i>Euschizaea</i>			
<i>pusilla</i> Pursh.	New-Jersey	Len	+
<i>pectinata</i> (L.) Sw.	Grahamtown	Len	+
<i>fistulosa</i> Labill. var.			
<i>propinqua</i> Cunn.	Chili	Len	+
<i>bijida</i> Willd.	Nouvelle-Caléd. ...	V	+
<i>dichotoma</i> (L.) Sm.	Tahiti	Len	+
<i>elegans</i> (Vahl.) Sw.	Surinam	Len	+
LYGODIEAE			
LYGODIUM			
<i>japonicum</i> (Thbg.) Sw.	Muséum Paris ..	Serres	+
<i>scandens</i> (L.) Sw.	Yaoundé		+
<i>Smithianum</i> Pr.	Yaoundé		+
ANEMIEAE			
MOHRIA			
<i>Caffrorum</i> (L.) Desv. ..	Afrique Australe.	Len	+
ANEMIA			
<i>glareosa</i> Gardn.	Brésil	Len	+
<i>bunifolia</i> (Gard.) Moore	Brésil	Len	+
<i>oblongifolia</i> (Cav.) Sm.		Len	+
<i>pilosa</i> Mart. et Gal.	Brésil	Len	+
<i>humilis</i> (Cav.) Sm.	Brésil	Len	+
<i>filiformis</i> (Cav.) Sm. ..	Brésil	Len	+
<i>hirsuta</i> (L.) Sw.		Len	+
<i>pallida</i> Gardn.	Brésil	Len	+
<i>radicans</i> Raddi	Rio de Janeiro ..	Len	+
<i>rotundifolia</i> Sch.	Brésil	Len	+
<i>hirta</i> (L.) Sw.	Antilles	H	+
<i>flexuosa</i> (Cav.) Sw.		Len	+
<i>Dregeana</i> Kze.	Afrique Australe.	Len	+
<i>mandiocana</i> Raddi	Caen	Serres	+
	Muséum Paris	Serres	+
<i>phyllitidis</i> (L.) Sw.	Caen	Serres	+
	Muséum Paris ..	serres	+
	Yaoundé		+
<i>adiantifolia</i> (L.) Sw. ..	Cuba	Len	+
	Guadeloupe		+

I. — LE *SCHIZAEA BIFIDA*

Les racines du *S. bifida* de la Nouvelle-Calédonie hébergent un champignon endophyte intracellulaire. L'aspect le plus caractéristique de l'infection est la résolution en masses nombreuses (une vingtaine parfois) du contenu fongique d'une même cellule-hôte lors de la phagocytose. La figure 1 de la Planche III fournit un aspect identique chez le *S. dichotoma*.

L'endophyte qui vient de pénétrer dans la cellule corticale commence par affecter la forme d'un mycélium très rameux, fourchu, et dont les filaments s'enroulent en pelotons remplissant les cellules. Le pelotonnement est toutefois moins régulier que celui des endophytes d'*Orchidaceae*.

Ces hyphes sont, au cours de leur progression, d'un diamètre très variable. Lors de la dégénérescence, les premières masses qui apparaissent çà et là sur leur trajet constituent de petits amas granuleux; l'aspect d'ensemble est alors sensiblement celui d'un chapelet. Le nombre des amas augmente, la cellule-hôte, isodiamétrique le plus souvent, en renferme bientôt un grand nombre qui, presque confluents, masquent le peloton initial, réduit alors à quelques hyphes ratatinés.

Les racines envahies possèdent une écorce de 4 à 5 assises de cellules d'épaisseur; l'entrée des hyphes se fait par des poils absorbants courts et l'infection s'étend plus particulièrement dans les troisième et quatrième assises de cellules.

II. — AUTRES *SCHIZAEAEAE*

Dans les racines du *S. Germani*, l'endophyte ordinairement rencontré présente les caractères du précédent. Nous avons remarqué en outre les particularités suivantes :

1° Quand la digestion est bien avancée, l'amidon commence à réapparaître dans les cellules-hôtes.

2° Lors du passage du champignon à travers les membranes des cellules, la paroi des hyphes est doublée par un prolongement de la lamelle externe de la membrane de l'hôte.

3° L'endophyte normal est parfois accompagné d'un second endophyte formé d'hyphes fins qui donnent naissance

à des vésicules. Le diamètre des hyphes distingue l'un de l'autre ces deux endophytes.

Chez le *S. pennula*, certains hyphes du champignon symbiotique habituel se terminent par de petits renflements ampulliformes et, comme chez le *S. Germani*, on rencontre quelquefois des vésicules issues d'un deuxième symbiote.

Le pourcentage des racines infectées est très faible chez le *S. pectinata*. La rareté des plages envahies rappelle ce que nous avons constaté chez les *Osmundaceae*.

III. — LES ANEMIEAE

L'infection est tout aussi constante chez les *Anemieae* que chez les *Schizaeae*. Cependant, elle atteint un développement inégal. Particulièrement abondant chez les *A. glareosa* (Pl. III, fig. 2), *A. oblongifolia* (Pl. III, fig. 4), *A. pilosa*, le Rhizomycète est plus rare chez l'*A. filiformis*. L'infection devient très réduite mais reste constante toutefois chez l'*A. phyllitidis* des serres du Muséum de Paris (*), l'*A. rotundifolia*, l'*A. Dregeana* et le *Mohria Caffrorum*.

L'*Anemia adiantifolia*, quoique prélevé sur un substratum rocheux et calcaire, nous a montré des racines infectées à l'intérieur desquelles des vésicules étaient souvent nombreuses.

Dans ce matériel récolté en janvier 1954 à la Guadeloupe, le contenu de plusieurs de ces vésicules nous est apparu différencié en un certain nombre de masses arrondies (Pl. III, fig. 6); il doit s'agir de « Knaüelvesikeln » (terme créé par BUSICH en 1913, voir plus bas, page 101). De courts articles, nés par septation abondante du peloton intravésiculaire s'étaient désarticulés. La rencontre de formations libres analogues aux masses qui s'individualisent dans les vésicules laisse penser qu'elles peuvent être sorties de « Knaüelvesikeln » mères.

(*) Les racines de l'*Anemia phyllitidis* provenant d'une de ses stations naturelles (Yaoundé) étaient richement infectées (Pl. III, fig. 3 et 5).

IV. — LES *LYGODIEAE*

Les « Knaüelvesikeln » existent également au sein des racines d'un *Lygodium scandens* récolté en marécage à Yaoundé, le 29 décembre 1953 (Pl. III, fig. 7).

L'infection présente sensiblement les mêmes caractères que celle des *Schizaea pennula* et *S. Germani* (Pl. III, fig. 8); comme eux, le *L. scandens* est pourvu de deux endophytes, et c'est l'endophyte à hyphes fins qui produit les « Knaüelvesikeln ».

V. — CONCLUSIONS

L'endophyte usuel des *Schizaeaceae* se caractérise par un mycélium intracellulaire infectant des files longitudinales de cellules. Là, se forment de véritables grappes de masses granuleuses en cours de phagocytose. Les résidus de la digestion sont isolés en multiples amas dans une même cellule au lieu d'être groupés en une seule masse comme chez les *Osmundaceae*; à cette différence près, les ressemblances entre les endophytes des Fougères de ces deux familles sont frappantes; aussi est-ce au type « tolypophage » que nous rapporterons l'infection mycorrhizienne des *Schizaeaceae*.

D'après nos observations et celles de BRITTON et TAYLOR [15], il semble que le sporophyte et le gamétophyte de ces plantes abritent le même symbiote.

La constance d'une infection qui revêt sensiblement les mêmes caractères dans les divers genres paraît un argument en faveur de l'unité de la famille des *Schizaeaceae*.

MATONIACEAE

Les *Matoniaceae* ne comprennent que trois espèces de Fougères vivantes, si toutefois l'on considère les *Matonia Foxworthii* et *M. pectinata* R. Br. comme constituant des espèces distinctes. Mais, aux temps secondaires, cette famille

fut très richement représentée. On a retrouvé de ses ancêtres jusqu'au Rhétien. Le genre *Matonidium* possède, dans les terrains crétacés de Moravie, une forme fossile (le *M. Wienseri*) que rien ne permet de différencier de notre *Matonia pectinata* actuel.

Nous avons pu obtenir des racines de *Matonia Foxworthii* extraites de la collection Mac Owanianum de l'Herbier du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Elles ont montré de très nombreux aspects de ces formations que BURGEFF ([25], p. 183) a désignées sous le nom de « Röhrentüpfeln » (voir plus bas, p. 102).

En outre, nous avons observé les hyphes d'un Rhizomycète qui, septés, d'un calibre moyen, sont intracellulaires; ils cheminent sans ordre et sont porteurs çà et là de vésicules terminales sphériques.

L'absence de pelotons et la présence de vésicules à cet endophyte septé permettent de le rapprocher du champignon endophyte des *Equisetaceae* que nous étudierons plus loin (p. 77) plutôt que de ceux des *Gleicheniaceae* ou des *Hymenophyllaceae*, dont on s'accorde à reconnaître que la famille des *Matoniaceae* est affine.

GLEICHENIACEAE

Les premiers vestiges de la famille des *Gleicheniaceae* se situent dans les terrains primaires si on incorpore le genre *Oligocarpia* à celle-ci; sinon, les restes les plus anciens se rencontrent dans les couches triasiques et jurassiques. Quoi qu'il en soit l'existence d'indiscutables Leptosporangiées, en un temps à peine moins lointain que celui où se rencontreraient les premières Eusporangiées, plaide en faveur d'un très précoce dédoublement des deux grands phylums.

Les *Gleicheniaceae* comportent le genre *Stromatopteris* avec une seule espèce et le genre *Gleichenia*, riche de 80 espèces environ. Le *Stromatopteris* est une Fougère xérophile de Nouvelle-Zélande, cependant que les *Gleichenia*

se répartissent très largement dans la zone intertropicale et quelque peu au-delà.

En comparant les *Gleicheniaceae* aux *Schizaeaceae*, nous remarquons que les premières groupent, comme les secondes, des caractères archaïques variés que l'on ne retrouve qu'isolés dans d'autres familles. Nous dirons des *Gleicheniaceae* que c'est encore une famille « synthétique ». Tandis que les *Schizaeaceae* sont des Marginales primitives, les *Gleicheniaceae* sont des Superficiales primitives (voir note (*) p. 30).

Les mycothalles de quelques *Gleicheniaceae* ont été examinés. Dans son travail consacré aux prothalles, CAMPBELL [33] a étudié 4 gamétophytes de *Gleichenia*. Utilisant les résultats que ces Fougères lui donnaient, nous verrons que cet auteur a émis une hypothèse sur l'origine possible des prothalles incolores tubérisés des *Ophioglossaceae* à partir des prothalles chlorophylliens normaux. Le sporophyte du *G. linearis* a été examiné par ASAI [1].

Nos recherches personnelles ont porté sur le sporophyte des Fougères suivantes :

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
GLEICHENIA			
s.g. <i>Mertensia</i>			
<i>nervosa</i> (Klf.) Spr.	Brésil	Len	+
<i>Bancroftii</i> Hook.		H	+
<i>cryptocarpa</i> Hook.	Chili	Len	+
	?	Len	+
<i>flabellata</i> R. Br.	Nouvelle-Zélande.	Len	+
<i>pedalis</i> (Klf.) Spr.	Chili	V	+
<i>furcata</i> (L.) Spr.	Brésil	Len	+
		H	+
<i>linearis</i> Clarke	Tahiti	V	+
	Yaoundé		+
s.g. <i>Eugleichenia</i>			
<i>Boryi</i> Kze		Len	+
<i>polypodioides</i> (L.) Sm.	Bonne-Espérance.	Len	+
<i>bifida</i> (Willd.) Spr. ...	Guadeloupe		+
	Guadeloupe (2°) .		+
s.g. <i>Platyzoma</i>			
<i>circinata</i> Sw.		Len	+
<i>dicarpa</i> R. Br.		V	+

Des échantillons frais de *G. linearis* récoltés le 4 janvier 1954 à Yaoundé et du matériel prélevé en herbier provenant de Tahiti nous ont fourni des résultats identiques.

A l'extérieur des racines, des hyphes au diamètre irrégulier cheminent (*cf.* chez le *G. pedalis*) et pénètrent au niveau des poils absorbants. L'infection est beaucoup plus nette dans les racines jeunes, fines : ces racines ne comprennent guère que deux ou trois assises de cellules autour de la stèle. Les deux assises corticales et surtout la plus externe sont pourvues d'une file ininterrompue de cellules infectées.

Il n'y a pratiquement pas de zone immune à l'apex des racines. Nous avons fait la même constatation chez le *G. Boryi*.

L'endophyte forme des pelotons intracellulaires de gros hyphes aseptés (Pl. IV, fig. 1). Ces pelotons assez élémentaires ne comptent qu'un ou deux tours à l'intérieur de la cellule. Chez le *G. pedalis*, il nous est arrivé d'observer une ramification abondante des hyphes avec diminution de leur calibre. Il naît ainsi des arbuscules allongés dont la quasi-totalité des branches s'étend parallèlement à la longueur des cellules-hôtes étroites. L'expression « faisceaux d'hyphes » semble bien définir ces formations. Le passage d'une cellule à l'autre se fait par un seul hyphe reliant deux pelotons successifs, avec constriction lors de ce passage (Pl. IV, fig. 2).

Nous avons rencontré des vésicules jusque dans les cellules de l'assise pilifère. Elles sont sphériques, sans cloison basale, riches en huile, et d'un diamètre de 35 μ environ (Pl. IV, fig. 3).

Certaines cellules ne montrent qu'un amas grumeleux central, résidu de la phagocytose du rhizomycète par l'hôte. De très beaux aspects de telles masses résiduelles nous ont été fournis par le *G. nervosa*; elles ressemblent assez à celles des *Orchidaceae* et des *Psilotaceae*.

CONCLUSIONS

L'examen du *G. bifida* provenant de deux stations très dissemblables, celle d'un talus latéritique et l'autre riche en humus, nous permet de penser, à la faveur d'une infection dans les deux cas, que, chez ces Fougères archaïques, la

symbiose fongique existe quelle que soit la nature du substratum.

Du genre *Gleichenia* on a isolé jadis quelques espèces telles que les *G. dicarpa*, *G. circinnata*, *G. microphyllum*, pour constituer le genre *Platyzoma*. L'identité des infections des *Gleichenia* typiques et des espèces isolées autrefois permet leur rapprochement.

L'unité morphologique de l'endophyte est donc réalisée dans toute la famille. Ses caractères peuvent être ainsi résumés : mycélium asepté, intracellulaire, pelotonné, parfois abondamment ramifié en « faisceaux d'hyphes » qui sont allongés parallèlement à l'axe des racines; il forme des vésicules intracellulaires; les résidus de sa phagocytose par l'hôte constituent des masses grumeleuses occupant presque toute la lumière cellulaire.

C'est dans la série des Orchidées de GALLAUD [55], ou parmi les mycorrhizes du type « tolypophage » de BURGEFF [25], que nous classerons cette infection des *Gleicheniaceae*.

HYMENOPHYLLACEAE

COPELAND [37] accorde aux *Hymenophyllaceae* une origine oligocène et situe le berceau de leurs premières espèces dans les régions antarctiques.

Contrairement à COPELAND, nous pensons avec les botanistes anciens que deux genres volumineux constituent la famille : les genres *Hymenophyllum* et *Trichomanes*, qui comptent au total près de 600 espèces. Parmi les formes dont la position est tenue comme étant intermédiaire entre les deux groupes se placent les *Hymenophyllum dilatatum* (Forst.) Sw. et *Trichomanes reniforme* (Forst.), que nous avons étudiés.

La petite taille et la structure « filmy » des frondes de la plupart des espèces donnent à leurs colonies l'aspect d'un

tapis végétal plus ou moins haut sous lequel s'enchevêtrent rhizomes et racines que leur taille permet à peine de distinguer les uns des autres. Les stations humides et ombragées qu'affectionnent ces Fougères ont peut-être contribué à cette réduction de leurs frondes. Les racines fines qui existent chez les *Hymenophyllum* sont parfois absentes, leur rôle d'absorption étant alors rempli par les rhizomes couverts de nombreux poils (c'est notamment la règle dans la section *Hemiphlebium* du genre *Trichomanes*).

La structure simple de ces Fougères rend difficile leur rapprochement de telle ou telle autre famille. On s'accorde pourtant à attribuer aux *Hymenophyllaceae* des liens avec les *Botryopterideae* et leurs plus proches parents seraient les *Schizaeaceae*.

On ne sait que très peu de choses des mycorrhizes de ces plantes, aussi avons-nous porté une attention particulière à beaucoup d'entre elles comme en témoigne la liste ci-après (tableau, p. 40).

I. — LE GENRE *HYMENOPHYLLUM*

Les échantillons d'*Hymenophyllum tunbridgense* que nous avons étudiés, bien que provenant de stations très diverses, nous ont montré une même et constante infection.

Dans cette espèce, les racines sont extrêmement fines. Leur diamètre est d'environ 150 μ . En dehors de l'endoderme, une seule assise de cellules isodiamétriques compose l'écorce que recouvre l'assise pilifère. L'infection est due à un champignon d'une extrême ténuité (1 μ de diamètre) qui enroule ses hyphes (semblables à ceux que HOLLOWAY [68] signale dans les prothalles de diverses espèces), en pelotons très denses (Pl. IV, fig. 4). Ces pelotons rendent invisible le noyau de la cellule-hôte lorsque celui-ci est demeuré central, dans les autres cas, ils le repoussent contre la paroi cellulaire dont il épouse la courbure.

Il n'y a aucune zone d'immunité au niveau du méristème. Les hyphes sont nombreux à l'extérieur des racines, où leur diamètre plus grand laisse voir les cloisons; ils s'entortillent fréquemment autour des poils et il n'est pas rare d'en voir

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HABITAT	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
HYMENOPHYLLUM				
<i>membranaceum</i> Sw.	Guadeloupe			+
<i>asplenioides</i> Sw.	Amérique trop. . .		Len	+
<i>rarum</i> R. Br.	Nouvelle-Zélande .		Len	+
<i>myriocarpum</i> Hook. . .	Amérique trop. . .		Len	+
<i>polyanthos</i> Sw.	Martinique	s'arbres	H	+
<i>Kuhnii</i> C. Chr.	Congo Belge	s'arbres	T-B	+
<i>caudiculatum</i> Mart. . . .	Chili		Len	+
<i>dilatatum</i> (Forst.) Sw. .	Nouvelle-Zélande .		Len	+
<i>crispum</i> H. B. K.	Guadeloupe		H	+
<i>salakense</i> Racib.	Rio de Janeiro . .		Len	+
<i>scabrum</i> Rich.			Len	+
<i>exsertum</i> Wall.			Len	+
<i>hirsutum</i> (L.) Sw. . . .	Guadeloupe	s'arbres	H	+
<i>ciliatum</i> Sw.	Guadeloupe	s'arbres	H	+
	Gabon		T-B	+
<i>ciliatum</i> Sw. var. <i>splen-</i>				
<i>didum</i> v. d. B.	San Thomé	ombrophile	T-B	+
<i>microcarpum</i> Desv. . . .	Brésil		Len	+
<i>valvatum</i> Hk et Grey. . .			Len	+
<i>aeruginosum</i> (Poir.)				
Carm.	Nouvelle-Zélande .		Len	+
	Antilles	sur rochers	H	+
<i>hirtellum</i> Sw.	Antilles		H	+
<i>Malingii</i> (Hk.) Mett. . .	Nouvelle-Zélande .		Len	+
<i>capillare</i> Desv.	Ile Amsterdam . .	sur rochers	T-B	+
<i>notabile</i> Fée	Brésil		Len	+
<i>tunbridgense</i> (L.) Sm. .	Mortains	sur rochers		+
	Cherbourg			+
	Basses-Pyrénées .			+
	Madère, Açores .		T-B	+
	New South Wales .		Len	+
	Sud-Africain . . .		Len	+
<i>peltatum</i> (Poir.) Desv. .	Finistère		Lév	+
	Madère, Açores .		Lév	+
	Norvège		Len	+
<i>fucoides</i> Sw.	Martinique	s'arbres	H	+
TRICHOMANES				
s.g. <i>Hemiphlebium</i>				
<i>punctatum</i> Poir.			Len	—
<i>membranaceum</i> L. . . .	Antilles	s'arbres	H	—
	Jamaïque	sur rochers	Len	—

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HABITAT	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
<i>erosum</i> Willd.	Côte d'Ivoire ...		T-B	—
<i>sphenoides</i> Kze			Len	—
<i>Kraussii</i> Hk. et Grev.	Antilles		H	—
<i>montanum</i> Hook	Guadeloupe		H	—
<i>omphalodes</i> (Vieil.) Chr			Len	—
<i>cuspidatum</i> Willd.			Len	—
<i>reptans</i> Sw.	Guadeloupe		H	—
s.g. <i>Cardiomanes</i>				
<i>reniforme</i> Forst.	Nouvelle-Zélande.		Len	+
	Nouvelle-Zélande.		T-B	+
s.g. <i>Didymoglossum</i>				
<i>trigonum</i> Desv.	Antilles		H	+
			Len	+
			V	+
			Len	+
<i>pallidum</i> Bl.			Len	+
<i>pallidum</i> Bl. var. <i>album</i>				
Bl.			Len	+
<i>alatum</i> Sw.	Guadeloupe	chemins	H	+
<i>bipunctatum</i> Poir.		torrents	V	—
<i>pyxidiferum</i> L. var. <i>bor-</i>				
<i>bonicum</i> v. d. B.	Mont Mony	s/granit	T-B	+
<i>Vieillardii</i> v. d. B.	Nouvelle-Caléd. .	sur fougère	V	—
			Len	—
<i>crispum</i> L.	Rio de Janeiro ..		Len	+
<i>pilosum</i> Raddi	Surinam		Len	+
<i>Lambertianum</i> Hk.	Pérou		Len	—
<i>accedens</i> Pr.	Guadeloupe	s/arbres	H	—
<i>crinitum</i> Sw.	Guadeloupe	s/arbres	H	+
<i>pedicellatum</i> Desv.	Guadeloupe	s/arbres	H	+
<i>pinnatum</i> Hedw.	Guadeloupe		H	—
<i>Gardneri</i> v. d. B.			Len	+
<i>arbuscula</i> Desv.	Guadeloupe	s/arbres	H	+
s.g. <i>Eutrichomanes</i>				
<i>javanicum</i> Bl.			Len	+
<i>giganteum</i> Bory	Congo Belge		T-B	+
<i>exsectum</i> Kze	Chili		Len	+
<i>maximum</i> Bl.	Nouvelle-Caléd. ..		Len	+
<i>rigidum</i> Sw.	Madagascar		Len	+
<i>parviflorum</i> Poir.	Nouvelle-Caléd. ..		Len	+
<i>tamarisciforme</i> Jacq. .			Len	+
<i>elegans</i> Rich.	Guadeloupe	s/terre	H	+
<i>laetum</i> v. d. B.			V	+
<i>Milnei</i> v. d. B.			V	—
<i>longicollum</i> v. d. B.			Len	+

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HABITAT	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
<i>africanum</i> Christ.	Côte d'Ivoire ...	s/arbres	T-B	—
<i>radicans</i> Sw.	Morbihan	puits		—
	Iles Canaries ...		T-B	—
	Basses-Pyrénées .			—
<i>melanotrichum</i> Schl. ..	Nyassa Hockland.	s/arbres	T-B	—
<i>meifolium</i> Bory			Len	+
<i>pumilum</i> v. d. B.		cascade	V	+
s.g. <i>Feea</i>				
<i>osmundoides</i> D. C.	Forêt de Choisy .		H	+

3 ou 4 cheminer de concert dans un même poil vers la cellule basale (Pl. IV, fig. 6).

Dans les cellules où se trouvent des pelotons denses l'eau de Javel ne laisse subsister, après quelques instants d'action, que des amas informes granuleux.

La file longitudinale des cellules-hôtes de l'écorce abrite très régulièrement l'endophyte; ce n'est qu'au raccord de ces cellules avec celles du rhizome horizontal que cesse l'infection. Aucun caractère anatomique ne permet cependant de distinguer les cellules du cortex radical de celles du cortex du rhizome et d'expliquer par conséquent cet arrêt du champignon en ayant recours à des facteurs mécaniques. L'immunité du rhizome est remarquable. L'orientation des racines est différente de celle des rhizomes, les auxines, facteurs de croissance de ces organes peuvent intervenir.

Il nous a été impossible de voir si les hyphes fongiques demeurent cloisonnées transversalement lorsqu'ils se développent dans les cellules-hôtes, comme ils le sont à l'extérieur de la racine.

Nous sommes frappé par la similitude de forme qui existe entre l'endophyte de l'*H. tunbridgensis* et celui décrit par FRANK [53] chez l'*Andromeda polifolia*, une *Ericaceae*.

Le matériel d'herbier nous a fourni de semblables figures. Dans quelques cas cependant, les hyphes grêles avaient pris un aspect moniliforme (Pl. IV, fig. 5). C'est là une forme qu'affectent souvent les endophytes des *Orchidaceae*; nous avons d'ailleurs remarqué quelquefois un enchevêtrement de

telles formations donnant naissance à de véritables petits sclérotés, semblables à ceux formés par les *Rhizoctonia* en culture pure (observation du 18 septembre 1954 notamment).

La digestion se fait, selon nous, par « fonte » des parois des hyphes dont le contenu se répand alors dans la cellule-hôte. Ce phénomène est particulièrement net chez l'*H. membranaceum*.

Un organisme spécial, indépendant de l'endophyte ci-dessus, nous est apparu dans les sommets déformés, hypertrophiés, des poils radicaux, et parfois même dans quelques cellules des racines; les poils des rhizomes, même voisins, en étaient toujours dépourvus.

Ces observations ont été faites chez divers *Hymenophyllum* (*H. polyanthos*, *H. fucoides*). L'organisme s'y présentait sous deux aspects, que nous considérons comme des « sporanges » et des « zygotes » d'une Chytridiale.

Les « zygotes » sont d'une teinte jaune sombre ou brun roux, et se trouvent parfois réunis par 4 ou 5 dans le sommet d'un même poil (Pl. V, fig. 5 et 6). Jeunes, ces organes ressemblent à des vésicules ordinaires; en vieillissant leur membrane s'épaissit et subit une zonation dans laquelle on distingue :

— Une zone externe mince, de même aspect que la seule membrane initiale;

— Une zone moyenne épaisse, brune, plus sombre dans sa partie interne et finement ornée de stries rayonnantes;

— Une zone interne, mince.

À l'intérieur de cette paroi extrêmement épaisse on remarque un protoplasme central rétracté.

Le plus souvent, on trouve un, deux ou rarement trois petits éléments à membrane mince et plus ou moins ridée, appliqués par un court bec aigu contre chaque « zygote »; il s'agit vraisemblablement d'anthéridies et les « zygotes » sont des œufs.

Les sporanges sont étroitement associés aux plages de zygotes, localisés également dans la partie terminale, hypertrophiée des poils (Pl. V, fig. 7). Leur membrane est mince. Lorsqu'ils sont vidés, ils montrent un col de déversement qui, perçant la paroi du poil, fait légèrement saillie au dehors;

avant leur maturité ils sont sans bec et ils renferment 40 à 50 éléments ovoïdes; de même taille, que nous tenons pour des spores.

Cette étude, faite sur du matériel d'herbier, n'a pas permis de savoir si les spores étaient pourvues ou non de flagelles. Néanmoins, c'est à côté de l'*Olpidiopsis Schenkiana* et de l'*O. parasitica*, sinon dans l'une de ces deux espèces, que nous plaçons notre Chytridiale parasite. Nous la retrouvons dans les poils radicaux des *Elaphoglossum* (plus bas, p. 73).

Les *Hymenophyllum* se rencontrent dans des stations très variées : ils sont terrestres ou épiphytes et ils habitent des lieux secs ou humides de régions souvent très éloignées les unes des autres. Néanmoins, l'endophyte y est toujours présent avec les mêmes caractères. Nous avons réussi l'isolement de cet endophyte à partir des racines de l'*H. tunbridgense* et nous en rendrons compte plus bas.

II. — LE GENRE *TRICHOMANES*

Nous avons surtout examiné les *T. Bancrofti* et *T. laetum*.

Les racines des *Trichomanes* sont plus grosses que celles des *Hymenophyllum*; aussi, les hyphes du champignon endophyte ont un diamètre nettement plus élevé mais très irrégulier; ils constituent des pelotons dont chaque tour est aisément reconnaissable (Pl. IV, fig. 7). Les aspects fournis sont assez comparables à ceux qu'on observe chez le *Pteridium aquilinum* (Pl. VIII, fig. 2).

L'endophyte forme des vésicules (Pl. IV, fig. 8). Certaines de celles-ci peuvent acquérir une membrane épaissie et donnent naissance à des « resting-cells », ou spores de repos, intercalaires ou terminales (Pl. IV, fig. 2, 3 et 4).

En vieillissant, les hyphes se vident et acquièrent des cloisons courbes.

La phagocytose s'y fait comme chez les *Schizaeceae* : les hyphes se déforment, s'enflent, se rompent à l'intérieur des cellules; il en résulte au centre un amas informe, que l'eau de Javel dissocie en maintes masses plus petites.

L'amidon, qui disparaît lors de l'infection, réapparaît à l'issue de la digestion.

Dans les racines du *T. pallidum*, les deux endophytes : l'un rappelant celui des *Hymenophyllum*, l'autre du type de celui des *Trichomanes*, coexistaient dans des cellules adjacentes (Pl. V, fig. 1).

L'*Hymenophyllum membranaceum* qui nous fut envoyé de Guadeloupe par M. STEHLÉ, possédait aussi à la fois de fins hyphes en pelotons denses et de gros hyphes en pelotons lâches.

Le *T. reniforme* est intéressant par ses caractères anatomiques qui le font plus proche des *Hymenophyllum* que des *Trichomanes* (HOLLOWAY [69]). Cette Fougère nous a montré une infection abondante du type de celle des *Hymenophyllum* et quelques rares cellules seulement hébergeant l'endophyte habituel des *Trichomanes*.

Nous attribuons à des conditions stationnelles l'absence de mycorrhizes chez le *T. radicans* des puits ou des rochers et chez le *T. Vieillardii*, auquel les troncs des Fougères arborescentes servent de support.

Les *Trichomanes* de la section *Hemiphlebium* sont arhizes (LACHMANN [80], METTENIUS [99]). Il ne faut pas s'étonner qu'aucune des 9 espèces de cette section que nous avons examinées ne soit mycotrophe; nos observations antérieures nous ont appris que le rhizome était réfractaire à l'infection; dans le cas présent, il assure pourtant seul les fonctions de l'absorption !

III. — CONCLUSIONS

On a pensé jusqu'ici que les endophytes des Fougères répondaient tous au « type phycomycétoïde » (BURGEFF [25], p. 161), or l'endophyte des *Hymenophyllum*, avec ses pelotons denses, ne saurait être mieux comparé qu'à celui des *Orchidaceae*, le diamètre des hyphes mis à part. La présence d'éléments moniliformes accuse la ressemblance des deux groupes. Néanmoins, le procédé de digestion de ses hyphes ténus, par lyse des parois, nous incite à placer l'infection qu'ils provoquent parmi les mycorrhizes « ptyophages » de BURGEFF, plutôt que dans le type « tolypophage » auquel on rattache habituellement les endophytes des *Orchidaceae*.

Quant au Rhizomycète des *Trichomanes*, d'un aspect beau-

coup plus classique, il se laisse aisément rattacher au type « tolypophage », auquel appartiennent déjà les mycorrhizes des *Osmundaceae* et des *Schizaeaceae*. Les caractères de la mycotrophie dans les deux familles des *Hymenophyllaceae* et des *Schizaeaceae* viennent renforcer le lien que paraît établir entre elles la simplicité de leur prothalle. Celui-ci, filamenteux, ou constitué d'une lame mince de cellules chlorophylliennes, croît très lentement. Il est mycotrophe : BRITTON et TAYLOR [15] l'ont établi d'une part (dans le genre *Schizaea*) et nos expériences rapportées plus bas (p. 137) le confirment en ce qui concerne les *Hymenophyllum*.

En l'absence de toute fructification, les endophytes différents des *Hymenophyllum* et des *Trichomanes* permettraient la distinction des deux genres. A ce point de vue, l'examen des formes intermédiaires s'est d'ailleurs révélé intéressant : si les *Hymenophyllum* sont tous infectés par un mycélium formant des pelotons denses, le *Trichomanes reniforme* présente un endophyte du même type qui coexiste avec l'endophyte à gros hyphes et pelotons lâches des *Trichomanes*. Cette dualité de l'infection apparaît à forme fine dominante chez l'*H. membranaceum* et à hyphes de gros diamètre dominant chez le *T. pallidum*; les autres *Trichomanes* pourvus de mycorrhizes montrent uniquement le type « à gros hyphes ». Une filiation, calquée sur celle que reconnaissent habituellement les ptéridologistes, nous permet d'établir le schéma suivant :

	Endophyte Fin (+ Gros)	Endophyte Fin seulement chez les divers <i>Hymenophyllum</i>
Endophyte Fin (+ Gros) chez le <i>Trichomanes reniforme</i>	chez l' <i>Hymenophyllum</i> <i>membranaceum</i>	
	Endophyte Gros (+ Fin)	Endophyte Gros seulement chez les divers <i>Trichomanes</i>
	chez le <i>Trichomanes</i> <i>pallidum</i>	

Les données que nous apportons sur le *T. reniforme* confirment l'opinion de BOWER fondée sur des considérations d'un autre ordre; il estime que cette espèce occupe, avec des *Hymenophyllum*, comme l'*H. dilatatum*, « a central position

in the Family, from which divergent lines of specialisation may have radiated » ([14] vol. II, p. 248).

L'endophyte des *Hymenophyllaceae* envahit les racines sur toute leur longueur et, à une ou deux cellules près, nous pouvons dire que l'immunité méristématique n'existe pas chez les *Hymenophyllum*.

L'immunité des rhizomes, même lorsque les racines sont absentes, est frappante. Il y a là un moyen de distinguer chez ces plantes racine et rhizome.

Les *Hymenophyllum* (Fougère + Champignon), comme les Lichens (Algue + Champignon) ne devraient-ils pas au Champignon qu'ils hébergent leur possibilité exceptionnelle de résistance à la dessiccation ? Le cas de l'*Hymenophyllum rarum* (mycorrhizien) étudié par HOLLOWAY [68] nous permet de le penser.

LOXSOMACEAE

La petite famille des *Loxsomaceae*, qui paraît avoir quelques affinités avec les *Hymenophyllaceae*, n'a que de rares représentants actuels. La Nouvelle-Zélande est le refuge du *Loxsoma Cunninghami* R. Br.

L'examen des racines de cette espèce (extraite de la collection Mac Owanianum du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris) nous a révélé la présence d'un endophyte rappelant le rhizomycète des *Hymenophyllum* d'une part, et d'un autre symbiote fongique, plus fréquent, infectant des plages, et qui se laisse rattacher au type « phycomycétoïde » usuel, d'autre part.

CYATHEACEAE

Les *Cyatheaceae* semblent avoir une origine postérieure à celle des *Gleicheniaceae* et des *Schizaeaceae*.

Elles comprennent des *Cyatheeae* et des *Dicksonieae*. Les *Dicksonieae* (genre *Dicksonia*) sont beaucoup moins nombreuses que les *Cyatheeae*. Les *Cyathea* et *Alsophila*, du groupe des *Cyatheeae* ne se rencontrent que dans les forêts montagneuses tropicales. A des gamétophytes qui ne diffèrent guère de ceux des *Polypodiaceae*, et dont nous avons obtenu les premiers stades en culture pure, succèdent des sporophytes arborescents qui constituent parfois des peuplements importants.

Leptosporangiiées indiscutables, les *Cyatheaceae* ont été considérées comme des formes évoluées des *Schizaeaceae* (tribu des *Dicksonieae*) et des *Gleicheniaceae* (tribu des *Cyatheeae*).

Dans ses tableaux récapitulatifs, ASAI [1] a noté trois sporophytes de *Cyatheaceae* qu'il signale comme mycotrophes, mais aucun texte détaillé n'accompagne cette brève mention. JANSE [70] a examiné les racines aériennes d'un *Cyathea* qui, contre toute attente, se sont montrées infectées par un rhizomycète.

Faute de racines accompagnant les échantillons d'herbiers, comme cela se produit pour tout végétal de grande taille, nous avons été contraint de faire porter nos observations presque exclusivement sur des *Cyatheaceae* de serres. Des racines de l'*Hemitelia muricata*, que nous avons reçues fraîches des Antilles (envoi de M. STEHLÉ), nous ont permis de contrôler et de confirmer dans cette espèce les aspects fournis par l'infection des plantes de serres.

Nous avons étudié les *Cyatheaceae* ci-contre :

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	MYCO-TROPHIE
<i>DICKSONIEAE</i>		
<i>DICKSONIA</i>		
<i>antarctica</i> Labill.	Serres de Cherbourg	+
<i>CIBOTIUM</i>		
<i>Schiedei</i> Schelcht. et Cham.	Serres de Cherbourg	+
<i>CYATHEEAE</i>		
<i>CYATHEA</i>		
<i>insignis</i> Eat.	Serres de Saumur Serres du Muséum de Paris	+
<i>HEMITELIA</i>		
<i>muricata</i> Fée	Jeunes pieds Guadeloupe	+
	Racines aériennes sur des pieds âgés Guadeloupe	+
<i>ALSOPHILA</i>		
<i>australis</i> R. Br.	Jeunes pieds en serres à Saumur	+
	Pieds plus âgés en serres à Caen .	+
<i>extensa</i> (Forst.) R. Br. .	Racines aériennes	+

I. — *DICKSONIEAE*

Le *Cibotium Schiedei* est une jolie Fougère, haute de 4 mètres environ, possédant un tronc couvert de longs poils bruns, soyeux, et qu'entoure, sur une certaine longueur, un épais manchon de racines aériennes adventives. Les racines souterraines sont également très nombreuses. Le matériel frais, étudié directement ou après fixation, nous a fourni les résultats suivants :

Les racines aériennes ne nous ont montré aucun endophyte.

Dans les racines souterraines récoltées en août et septembre 1951, puis en février 1953, l'aspect de l'infection était identique : de gros hyphes intracellulaires, dont la paroi est riche en composés pectiques, très rarement cloisonnés, forment des pelotons lâches à l'intérieur des cellules (Pl. VII, fig. 1). Ces hyphes donnent naissance à des arbuscules, constitués par les fines branches des gros hyphes, tantôt terminaux, tantôt latéraux.

Dans les cellules où les gros troncs mycéliens ont formé des arbuscules, on ne distingue bientôt plus qu'un amas gris remplissant toute la cellule. On peut réussir quelquefois à observer des branches contournées (Pl. VI, fig. 2); mais, le plus souvent, le contenu cellulaire n'est qu'un agrégat floconneux d'arbuscules en digestion. L'action de l'eau de Javel pendant quinze minutes, ou de l'acide sulfurique pendant dix minutes n'éclaircissent pas ces structures. Dans certains cas, l'eau de Javel vide totalement la cellule-hôte, ce qui laisse penser que la paroi même des hyphes n'a pas résisté à la phagocytose.

C'est dans la plus profonde assise de cellules infectées que se constituent les masses nébuleuses. Ces cellules à contenu informe sont disposées en files longitudinales régulières s'étendant sur une longueur de 5 ou 6 d'entre elles. L'infection se localise à des plages qui affectent la forme d'un manchon cortical.

Les racines qui possèdent déjà un endocortex à membranes épaisses ne présentent plus que des stades de digestion.

On peut schématiser l'infection au niveau des plages de la manière suivante : deux assises de pénétration, deux assises d'extension, dont la plus interne abrite les figures de phagocytose, puis l'endoderme et la stèle, jamais atteints.

Le 28 mai 1953, des racines jeunes étaient déjà envahies, l'infection se produit au cours du printemps.

Par l'existence d'arbuscules, même éphémère, l'endophyte du *Cibotium* annonce déjà le rhizomycète qui, chez quelques *Polypodiaceae*, le *Pteridium aquilinum* par exemple, différencie des arbuscules et des vésicules.

Le rhizomycète qui infecte les racines d'un jeune *Dicksonia antarctica* obtenu par voie de semis dans les serres de la ville de Caen, offre le même aspect que celui vivant dans les racines d'exemplaires cultivés à Cherbourg.

Dans cette espèce, les filaments du champignon se pelotonnent dans les cellules-hôtes sans en toucher les parois (Pl. VI, fig. 3). D'autres fois les hyphes traversent les membranes de ces cellules et leur paroi se trouve alors recouverte par un prolongement de la lamelle externe de la membrane; le protoplasme fongique se trouve ainsi isolé dans une double enveloppe : mi-champignon, mi-hôte (Pl. VI, fig. 4 a et b).

II. — CYATHEEAE

Chez l'*Alsophila australis* né de semis dans les serres de Caen, nous avons noté l'existence du même endophyte que précédemment, mais outre les pelotons et les arbuscules, cet endophyte avait formé des vésicules qui se sont montrées tantôt vidées et plissées, tantôt remplies d'un contenu nettement divisé, évoquant une sporulation (Pl. VI, fig. 5 a et b).

Les vésicules que produit également le rhizomycète de l'*Hemitelia muricata* possèdent une paroi épaisse.

Nous avons fait l'examen des racines aériennes de cet *Hemitelia* et, dans celles d'un exemplaire de 3 mètres de haut, nous avons décelé la présence de deux champignons (l'un d'eux, plus fin, est représenté par notre figure 6 de la planche VI).

Alors que JANSE [70] assignait une zone particulière à chacun des deux endophytes qu'il rencontra dans l'écorce des racines aériennes d'un *Cyathea*, dans le cas de l'*Hemitelia*, les mêmes assises corticales sont capables d'héberger l'un ou l'autre des deux champignons de calibre différent.

Les racines aériennes de l'*Alsophila extensa* de la Collection de l'Institut Botanique de Caen nous ont présenté un endophyte à gros hyphes, d'un diamètre inconstant, grossièrement pelotonnés; le centre de ces pelotons était occupé par un amas d'hyphes en voie de digestion, d'une couleur brun foncé. Certaines cellules corticales hébergeaient le champignon banal périphérique qu'on rattache au genre *Rhizoctonia*.

III. — CONCLUSIONS

Dans les racines de toutes ces plantes les hyphes intracellulaires, le plus souvent aseptés, donnent naissance à des pelotons qui engendrent à leur tour des arbuscules suivis bientôt d'une dégénérescence phagocytaire. De tels caractères nous font placer cet endophyte avec celui du *Paris quadrifolia* de GALLAUD (au pelotonnement près) ou dans le type « thamniscophage » de BURGEFF.

Si la phase gamétophytique des *Cyatheaceae* s'est révélée indemne d'endophyte dans les observations de BAUKE [3] et dans nos débuts de développement en culture, les sporophytes présentent des mycorrhizes, tant chez les *Dicksonieae* que chez les *Cyatheae*, et l'identité des caractères du rhizomycète dans les deux sous-familles ne nous autorise pas à les séparer.

POLYPODIACEAE

Les *Polypodiaceae* embrassent la grande majorité des espèces de Fougères actuelles. Ce sont les plus spécialisées. Cette famille est relativement récente : ses représentants tenus pour les plus anciens ont été rencontrés dans les terrains du Lias, du Jurassique, du Crétacé; ce sont essentiellement des *Davallia*, des *Adiantum*, des *Polypodium*, des *Asplenium*.

L'habitus, la taille, la structure des sporophytes sont très variés et les stations qu'ils occupent sont très diverses. Le prothalle est typiquement cordé, aplati, et il connaît quelques formes anormales qui seront évoquées.

Les différentes sous-familles ont peu de liens entre elles. Elles constituent sans doute des branches d'une souche commune évoluées séparément.

Nous manquons de documents sur la mycotrophie de ces Fougères. On ne sait rien, ou presque, des complexes con-

tractés par plusieurs sous-familles; les observations antérieures se sont portées vers les représentants des *Dryopteridoideae*, des *Asplenieae*, des *Pterideae*.

Nous allons examiner quelques types de chacune des sous-familles de *Polypodiaceae*, mais nous étudierons plus spécialement le *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (une *Pterideae*), le *Blechnum spicant* (L.) Wither. (une *Asplenieae*), le *Polystichum Filix mas* Roth (une *Dryopteridoideae*).

I. — DAVALLIEAE

Dans cette sous-famille se rangent des Fougères que l'on tient pour les plus primitives des *Polypodiaceae* et que leurs affinités naturelles relient aux *Dicksonieae*. Ce sont des plantes terrestres ou épiphytes.

Le *Nephrolepis cordifolia* (L.) Pr. a donné lieu à une très brève mention de sa mycotrophie par ASAI [1].

Le tableau suivant rend compte des espèces que nous avons observées :

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
ARTHROPTERIS			
<i>obliterata</i> (R. Br.) J. Sm.	Yaoundé		+
<i>orientalis</i> (Gmel.) Posth.	Yaoundé		—
NEPHROLEPIS			
<i>acuminata</i> (Houtt.) Kuhn	Antilles	H	+
<i>cordifolia</i> (L.) Pr.	Caen (serres) ...		+
<i>exaltata</i> (L.) Schott var.			
<i>Rooseveltii</i> Hort.	Caen (serres) ...		+
<i>exaltata</i> (L.) Schott	Caen (serres) ...		+
	Buitenzorg	Len	+
	Cherbourg (serres)		+
HUMATA			
<i>repens</i> (L. fil.) Diels var.			
<i>alpina</i> Moore		V	—
SACCOLOMA			
<i>elegans</i> Klf.	Cherbourg (serres)		—
<i>Imrayanum</i> Hk.	Guadeloupe	H	+

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
DAVALLIA			
<i>contigua</i> (Forst.) Spr. . .		Len	+
<i>denticulata</i> (Burm.) Mett. var. <i>Vogelii</i> Hk.	Yaoundé		—
<i>Moorei</i> Hk.		Len	+
<i>solida</i> (Forst.) Sw.		Len	—
ODONTOSORIA			
<i>chinensis</i> (L.) Sm.	Chine	Len	+
<i>scoparia</i> (Mett.) Diels ..		Len	—
SCHIZOLOMA			
<i>Vieillardii</i> (Mett.) Kuhn		Len	+
LINDSAYA			
<i>cuneata</i> (Forst.) C. Chr.		Len	+
<i>decomposita</i> Willd. ...	Philippines	Len	+
<i>deltoidea</i> C. Chr.		Len	+
<i>dimorpha</i> Bailey		Len	+
<i>falcata</i> Dry	Guyane Française	Len	+
<i>gracilis</i> Bl.	Philippines.....	Len	+
<i>guianensis</i> (Aubl.) Dry	Guyane	Len	+
<i>lancea</i> (L.) Bedd.	Cayenne	Len	+
	Guadeloupe	H	+
<i>lancea</i> (L.) Bedd. var. <i>horizontalis</i> Hk.	Brésil	Len	+
<i>lanceolata</i> Labill.		V	+
<i>L'Herminieri</i> Fée	Guadeloupe	H	+
<i>linearis</i> Sw.		V	+
<i>nervosa</i> Mett.	Nouvelle-Caléd. ..	Len	+
<i>orbiculata</i> (Lam.) Mett.	Chine	Len	+
	Indochine		+
<i>portoricensis</i> Desv.	Amérique tropic.	Len	+
<i>quadrangularis</i> Raddi .	Brésil	Len	+

A. — LE GENRE *Nephrolepis*

Les stolons bruns, durs, âgés de *Nephrolepis exaltata* sont indemnes de tout endophyte, mais les amas très ramifiés, parfois coralloïdes, des fines radicelles qu'ils portent latéralement, sont très envahis. Le mycélium de structure multinucléée y forme des pelotons lâches d'hyphes brunis (Pl. VII,

fig. 1). Les racines jeunes en sont déjà abondamment pourvues; les files longitudinales de cellules infectées, ininterrompues, atteignent presque la coiffe.

Chez le *N. cordifolia*, les cellules de l'assise riche en filaments fongiques sont déformées, allongées radialement.

Il se forme des vésicules à pédicelle fin. Parfois vides et plissées (Pl. VI, fig. 6), dans des cellules-hôtes où les hyphes sont cependant encore en bon état, elles laissent alors supposer que nous nous trouvons en présence d'une mycorrhize du type « thamnisco-physalidophage » créé par M^{lle} STAHL [128]; le plus souvent les vésicules sont pleines et de forme variable, sphérique ou non; elles sont groupées par plages et chaque cellule peut en présenter de 1 à 3 (Pl. VII, fig. 3). Les noyaux y sont très nombreux, au nombre d'une trentaine.

Certaines sont incontestablement des « Knaüelvesikeln » (Pl. VII, fig. 4). Les hyphes qui prolifèrent dans ces vésicules (phénomène de « durchwachsung » des auteurs allemands), acquièrent de nombreuses cloisons transversales; ce sont des éléments « en tonnelet » qui remplissent les Knaüelvesikeln.

Après l'action de l'eau de Javel sur les résidus de la phagocytose, on met en évidence un amas d'hyphes fragmentés de plus en plus fins.

Les mycorrhizes des *Nephrolepis acuminata* et *cordifolia* montrent essentiellement les mêmes aspects que celles du *N. exaltata*.

B. — *Davallieae* DIVERSES

Les figures rencontrées dans les racines de *Davallieae* diverses rappellent les précédentes.

Chez l'*Arthropteris obliterated* nous avons retrouvé des Knaüelvesikeln.

Les *Davallia contigua* et *Moorei* (Pl. VII, fig. 7) nous ont révélé de belles infections (*).

L'*Odontosoria chinensis* présente les mêmes caractères que les *Nephrolepis* dans les complexes qu'il constitue avec un rhizomycète.

(*) Les espèces de *Davallia* dont nous avons signalé la mycotrophie sont toutes deux des espèces terrestres. Les formes épiphytes du genre (*D. solida* et *denticulata*) se sont montrées dépourvues d'endophyte.

Dans l'appareil radical des *Lindsaya*, où l'infection est constante, les hyphes, de gros diamètre, y prennent parfois un aspect caractérisé par de courtes digitations latérales et des terminaisons ramifiées de structure confuse (Pl. VII, fig. 8). C'est surtout l'assise la plus profonde de l'écorce qu'affectionne le champignon; nous l'appellerons « l'assise d'extension ».

Dans un certain nombre de cas, la recherche d'endophyte a été vaine. Nous pensons que, le plus souvent, la station (sur tronc de palmier par exemple) est responsable de cette carence. Nous avons en effet signalé que les représentants de ce groupe étaient des plantes terrestres ou épiphytes. Les conclusions auxquelles nous mène notre étude ne semblent que des conséquences de ces deux types d'habitats.

II. — *OLEANDREAE*

Nous ne connaissons rien de la mycotrophie éventuelle de ces Fougères tropicales. Nous n'avons pu observer d'infection mycorrhizienne chez les deux représentants que nous avons étudiés :

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
<i>OLEANDRA</i>			
<i>musifolia</i> (Bl.) Pr.	Java	Len	—
<i>nodosa</i> (Willd.) Pr.	Rio de Janeiro ..	Len	—

Leur habitat épiphyte est sans doute responsable de cette absence de mycorrhizes.

III. — *PTERIDEAE*

Les *Pterideae* comprennent surtout des Fougères terrestres ou saxicoles. Leur habitat est très variable, les *Adiantum* sont terrestres. Cependant, les *Cheilanthes* sont des Fougères croissant dans les fissures des rochers, et sont souvent xéro-philés. Les *Pellaea* coriaces, glabres, sont xérophilés également.

Nos observations ont porté sur les Pterideae suivantes :

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HABITAT SPÉCIAL	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
ANOGRAMMA				
<i>leptophylla</i> (L.) Link .		murs	Lév	—
PITYROGRAMMA				
<i>argyrea</i>	Guadeloupe			+
<i>calomelanos</i> (L.) Link .	Guadeloupe			+
PELLAEA				
<i>falcata</i> (R. Br.) Fée . . .			V	—
<i>ternifolia</i> (Cav.) Link .		murs	Len	—
NOTHOLAENA				
<i>distans</i> R. Br.			V	+
<i>Marantae</i> (L.) R. Br. .	Madère		Lév	+
<i>vellea</i> (Ait.) Desv. . . .	Catalogne		Lév	+
			Len	—
CHEILANTHES				
<i>farinosa</i> (Forsk.) Klf. . .	Java	rochers	Len	—
<i>pteridioides</i> (Riech.)				
Chr.		murs	Len	—
<i>Sieberi</i> Kze			V	—
<i>tenuifolia</i> (Burm.) Sw. .			V	+
CRYPTOGRAMMA				
<i>crispa</i> (L.) R. Br.	Alpes	rochers	Len	—
	Pyrénées	rochers		—
<i>japonica</i> Prantl.	Chine		Len	+
<i>japonica</i> Prantl. var. <i>lu-</i>				
<i>cidum</i> Spr.	Yokohama		Len	+
ADIANTUM				
<i>capillus-veneris</i> L.	Basses-Pyrénées .			—
<i>chilense</i> Klf.	Caen	serres		+
<i>cuneatum</i> Langsd. et				
Fisch.	Cherbourg	serres		+
<i>diaphanum</i> Bl.			V	—
<i>hispidulum</i> Sw.			V	—
<i>Makoyanum</i>	Caen	serres		+
<i>obliquum</i> Willd.			H	+
<i>tinctum</i> Moore	Caen	Serres		+
PTERIS				
<i>atrovirens</i> Willd.	Yaoundé	marais		+
	Yaoundé	épiphyte		—
	Cameroun	bas-fond	L. T	+

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HABITAT	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
<i>biaurita</i> L.			H	—
<i>cretica</i> L.			Len	+
<i>grandifolia</i> L.			H	+
<i>longifolia</i> L.	Guadeloupe	rochers		+
<i>semipinnata</i> L.	Indochine		Len	—
<i>tripartita</i> Sw.	Caen	serres		+
<i>Vieillardii</i> Mett.			V	+
HISTIOPTERIS				
<i>incisa</i> (Thbg.) J. Sm....	Guadeloupe		H	+
LONCHITIS				
<i>hirsuta</i> L.	Guadeloupe		Len	+
PTERIDIUM				
<i>aquilinum</i> (L.) Kuhn ..	Normandie (nb. stat.)	bois		+
	Pyrénées			+
	Yaoundé	marais		+
	Caen	murs		—

A. — LE *Pteridium aquilinum* (L.) KUHN.

Le *P. aquilinum* est une des *Polypodiaceae* qui contractent le plus souvent une association mycorrhizienne; mais dans cette fougère, la présence de l'endophyte n'est pas constante. Notons par exemple que de magnifiques sporophytes fructifiés ayant crû sur un mur du Lycée de Caen étaient indemnes d'endophyte.

Quand un mycélium est présent dans la racine il y revêt plusieurs formes :

1° On rencontre parfois des hyphes septés localisés dans les assises périphériques de l'écorce et constituant un pseudo-parenchyme; ce sont ces éléments moniliformes qu'a souvent observés PEYRONEL [108]. Quelquefois, ces hyphes sont si abondants qu'ils se pressent les uns contre les autres sans pouvoir se renfler.

2° Dans certains cas, des hyphes fins, s'introduisant par les poils absorbants, traversent ou longent les cellules de

l'écorce; ils forment de petites vésicules terminales, sphériques (Pl. VIII, fig. 1).

3° Dans d'autres cas, des hyphes de calibre normal se montrent pourvus de quelques anses d'anastomose. Ils sont plus nombreux à l'extérieur des racines que dans les cellules de celles-ci. Nous les attribuons à un Basidiomycète.

4° Le plus souvent, de gros hyphes en pelotons lâches se rencontrent dans les cellules corticales; ils constituent un mycélium brun, ramifié, ratatiné, contourné (Pl. VIII, fig. 2).

Les racines envahies le sont d'un bout à l'autre et l'infection se propage dans le sens de la longueur par des filaments qui parcourent les cellules en s'y pelotonnant (Pl. VIII, fig. 2); ils perforent les membranes radiales de celles-ci et s'étranglent au passage. En profondeur, les gros troncs mycéliens diminuent progressivement de diamètre en se ramifiant; leur ensemble conserve au sein d'une même cellule un aspect pelotonné (Pl. VIII, fig. 3).

Outre des pelotons, le champignon symbiote forme des arbuscules et des vésicules.

Les arbuscules paraissent mériter l'appellation d'arbuscules « coralloïdes » (Pl. VIII, fig. 4) : leurs branches, de plus en plus abondantes, deviennent de plus en plus courtes; ces courtes digitations, groupées en éventail, terminent chaque branche, et une fine membrane en recouvre la surface. Les formations aériennes du *Pythium myriostylum* Dresch. leur ressemblent.

Les vésicules sont fréquentes. Ce sont des organes sphériques, à membrane mince, sans cloison basale, riches en huile, et dont le contenu se rassemble ordinairement en une seule grosse goutte huileuse; mais parfois le champignon s'en empare. L'existence de vésicules vides et plissées (Pl. VIII, fig. 6), peut faire envisager une « thamnisco-physalidophagie ».

Dans des racines jeunes, certaines plages contenaient côte à côte, des hyphes sains et de très nombreuses vésicules. Certaines d'entre elles avaient un contenu divisé en éléments distincts, sphériques (Pl. VIII, fig. 5 a et b), bien que la phagocytose ne semblât aucunement engagée; s'agirait-il d'éléments reproducteurs ?

Quatre cas de mycotrophie négatifs ont été enregistrés sur les examens de *P. aquilinum* provenant de 24 stations que nous avons effectués; ils se rapportent à des pieds qui s'étaient développés sur un mur ou en culture sur des terres « usées ».

Les pelotons mycéliens rencontrés chez nos *P. aquilinum* sont d'un diamètre supérieur à ceux des endophytes des *Orchidaceae* et ils comptent moins de tours; de toute évidence, c'est au type « en pelotons à arbuscules et à vésicules » qu'il convient de rattacher l'infection du *P. aquilinum*.

B. — *Pterideae* DIVERSES

La description du rhizomycète responsable de l'infection la plus fréquente du *P. aquilinum* s'applique à tous les endophytes des autres Fougères de la sous-famille. Nous ajouterons seulement quelques petites remarques relatives à certaines d'entre elles :

L'*Adiantum obliquum* forme des pelotons grossiers, et les hyphes, en se pelotonnant, se résolvent en filaments fins; il naît aussi des arbuscules pelotonnés.

Chez l'*Adiantum Wagneri*, les ultimes digitations des arbuscules carolloïdes nous sont apparues « éclatées »; il en résultait de petits amas granuleux sans membrane propre, dans lesquels il faut voir une « ptyophagie tardive ».

Les *Adiantum* réagissent rapidement à l'infection et la phagocytose limite très tôt l'extension de l'endophyte.

Dans l'*A. tinctorum*, comme aussi chez le *Pityrogramma argyrea*, le processus de digestion se fait par fonte des hyphes, avant même que naissent des arbuscules; ce sont les hyphes de grand diamètre qui éclatent, déversant leur contenu, par fonte de leur paroi, dans la cellule.

Le *Blechnum spicant* nous fournira ultérieurement (p. 65) un nouvel exemple de cette « ptyophagie » précoce.

Chez le *Pityrogramma calomelanos*, les vésicules abondent (Pl. VIII, fig. 8) et certaines d'entre elles montrent un contenu divisé.

C. — CONCLUSIONS

L'observation de racines de *Pterideae* récoltées dans plus de 60 stations différentes ne nous a fourni que 16 cas négatifs.

tifs. Mettant à part les stations défavorables, et négligeant de retenir certaines plantes récoltées pendant une période de l'année que nous appellerons (voir plus bas, p. 114) « période d'immunité estivale », l'apparition d'un complexe mycorrhizien bien développé est donc une chose fréquente chez les *Pterideae*.

Des prothalles d'*Adiantum cuneatum* obtenus en serres, ceux d'un *Pteridium aquilinum* ayant crû sur terre de bruyère, et aussi les premiers stades de développement des gamétophytes de *Pellaea falcata* ne se sont jamais montrés associés à des champignons.

IV. — VITTARIEAE

Les *Vittarieae* sont des plantes épiphytes dont les prothalles sont très différents de ceux des autres *Polypodiaceae*; ils sont filamenteux et doués d'une importante faculté de multiplication végétative. Les *Vittarieae* constituent une sous-famille très homogène dont le port peut être dû à l'habitat et à l'adaptation xérophytique.

Nous avons étudié les genres et espèces suivants :

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
VITTARIA			
<i>ensiformis</i> Sw.	Java	Len	+
<i>graminifolia</i> Klf.		Len	—
<i>owariensis</i> Fée	A.E.F.	L T	—
<i>stipitata</i> Kze	Venezuela	Len	—
MONOGRAMMA			
<i>seminuda</i> (Willd.) Bak.	Antilles	H	+
ANTROPHIUM			
<i>semicostatum</i> Bl.		Lév	+
<i>plantagineum</i> (Cav.) Klf.		Len	—

L'*Antrophium semicostatum* a présenté quelques rares figures d'hyphes intracellulaires.

Le rhizomycète est plus abondant et différencie des vési-

cules chez le *Monogramma seminuda* et chez le *Vittaria ensiformis*.

Ces quelques cas positifs nous interdisent de considérer la sous-famille comme immune. Nous dirons de l'infection mycorrhizienne des *Vittarieae* qu'elle est très faible et accidentelle.

V. — WOODSIEAE

Les *Woodsieae*, que l'on considère comme descendant des *Cyatheaceae*, groupent les *Matteucia*, les *Onoclea* et les *Woodsia*; ces dernières Fougères se rencontrent surtout dans les régions nordiques.

L'existence de mycorrhizes ectotrophes, exceptionnelles chez les Ptéridophytes, a été signalée par LOHMANN [87] chez l'*Onoclea sensibilis*.

Nous avons examiné :

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HABITAT	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
WOODSIA				
<i>alpina</i> (Bolt.) Gray ...	Pyrénées	rochers	Lév	—
	Cantal	rochers	Lév	—
	Norvège	rochers	Lév	—
<i>ilvensis</i> (L.) R. Br.		rochers	Lév	—
MATTEUCIA				
<i>Struthiopteris</i> (L.) Todor.	Caen	s/terre		+

Le *Matteucia Struthiopteris*, dont DOMINIK et TRUSZKOWSKA [46] avaient déjà signalé la mycotrophie, nous a livré une infection mycorrhizienne indiscutable. Les racines sont gorgées d'amidon. L'endophyte envahit des plages peu étendues et rares; il est du type pelotonné, à hyphes aseptés de grand diamètre. Ces caractères rappellent ceux de l'endophyte de l'*Osmunda regalis*.

Les *Woodsia* sont sans mycorrhizes.

Les habitats différents de nos deux genres de *Woodsieae*

paraissent suffire à expliquer l'infection du *Matteucia* et l'immunité des *Woodsia*.

VI. — ASPLENIEAE

Les deux tribus des *Aspleniineae* et des *Blechnineae* constituent cette grande sous-famille. Les *Blechnum* et genres affines sont terrestres et quelquefois subarborescents; leurs liens avec les *Cyatheaceae* sont fournis par le *Brainea insignis* (Hk.) J. Sm. d'Asie Orientale.

Le genre *Asplenium* occupe une position centrale parmi les *Aspleniineae*.

Nos observations ont porté sur les espèces suivantes :

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HABITAT	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
I. — BLECHNINEAE				
<i>BLECHNUM</i>				
<i>brasiliense</i> Desv.	Cherbourg	serres		+
	Caen	serres		+
<i>occidentale</i> L.	Antilles		H	+
<i>Vieillardii</i> Mett.			V	+
<i>opacum</i> Mett.			V	+
<i>spicant</i> (L.) Wither. .	Cinq stations nor- mandes	bois		+
	Pyrénées	châtaï- gneraie		+
<i>STENOCHLAENA</i>				
<i>palustris</i> (Burm.) Bedd.	Caen	serres		+
<i>tenuifolia</i> (Desv.) Moore	Afrique orientale.		Len	—
<i>DOODIA</i>				
<i>caudata</i> (Cav.) R. Br. .	Cherbourg	serres		+
	?		V	+
II. — ASPLENIINEAE				
<i>ATHYRIUM</i>				
<i>filix femina</i> (L.) Roth .	Manche	talus		+
	Dramard	bois		+
	Mouen	bord ruisseau		—

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HABITAT	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
PHYLLITIS				
<i>brasiliensis</i> (Sw.) Kze .			Len	—
<i>hemionitis</i> (Lag.) Kze .	Palerme	rochers	Lév	—
<i>scolopendrium</i> (L.)				
Newm.	Caen			—
	Louvigny	humus		+
	Rédât	rochers		—
ASPLENIUM				
<i>nidus</i> L.	Caen	serres		—
	Cherbourg	serres		—
<i>septentrionale</i> (L.) Hoff.	Caen	rochers		—
	Vire	rochers		—
	Pyrénées	rochers		—
<i>trichomanes</i> L.	Mutrécý	murs frais		+
	Diverses stations.	rochers		—
	Pyrénées	rochers		+
	Dives	talus		+
<i>marinum</i> L.	Granville	rochers	Mor	—
<i>sulcatum</i> Lam.	Guadeloupe		H	—
<i>ruta-muraria</i> L.	Quatre stations			
	normandes . . .	murs		—
	Mutrécý	terreau		+
<i>adiantum-nigrum</i> L. . . .	Saint-Laurent-de-			
	Condé	murs		—
	Dives	sol humique		+
	Dives	talus sec		—
<i>africanum</i> Desv.	Yaoundé	épiphyte		—
<i>viride</i> Huds.	Pyrénées	rochers		+
<i>viride</i> Huds. var. <i>alpi-</i>				
<i>num</i> Schl.	Pyrénées	rochers		+
<i>lanceolatum</i> Huds.	Vire	rochers	Mor	—
	Pyrénées			—
<i>Vieillardii</i> Mett.			V	—
<i>flabellifolium</i> Cav.	New South Wales.		Len	—
<i>hemitomum</i> Hier.	Yaoundé	épiphyte		—
CYSTOPTERIS				
<i>fragilis</i> (L.) Bernh.	Caen	terrestres		—
	Pyrénées	rochers		—
CETERACH				
<i>officinatum</i> D. C.	Saint-Laurent-de-			
	Condé	mur		—

A. — LES *Blechnineae*

Les racines du *Blechnum spicant* sont riches en amidon. De jeunes sujets qui ne portaient encore que deux ou trois frondes de quelques centimètres se sont montrés infectés.

A la surface des racines croissent de nombreux hyphes bruns, cloisonnés. Il nous est même arrivé d'y voir des filaments pourvus d'anses d'anastomose; ils étaient si nombreux qu'ils arrivaient à s'unir en cordonnets mycéliens.

Les hyphes qui pénètrent dans les racines le font surtout par les poils absorbants (Pl. IX, fig. 1); certains parcourent les poils sur plus de 700 μ avant d'atteindre la cellule basale et, de là, propager l'infection. Ils s'enroulent en pelotons simples à l'intérieur de l'écorce. Une partie de ces pelotons est digérée par un renflement démesuré suivi d'un éclatement de la paroi fongique (Pl. IX, fig. 2 et 3). La cellule-hôte apparaît alors uniformément remplie d'un fin contenu granuleux, sur lequel se détachent les restes des membranes des hyphes qui ont laissé sourdre leur protoplasme par les déchirures consécutives à l'hypertrophie. C'est essentiellement la « ptyophagie » de BURGEFF ([25], p. 163). Elle est peut-être due à des différences de pression osmotique dans le protoplasme de l'hôte et dans celui des hyphes.

A la phagocytose par « ptyophagie » se joint une digestion plus usuelle qui atteint les hyphes fongiques; elle les fait se recroqueviller, se déformer, brunir, puis se vider au niveau de leurs plus fines ramifications; c'est elle qui s'observe en éclaircissant les masses floconneuses des cellules-hôtes.

La période d'immunité estivale est très marquée chez le *B. spicant*. Des racines jeunes, récemment infectées, observées en juin, montrent une phagocytose énergique qui n'a permis qu'un faible développement de l'endophyte; cette lyse est plus tardive chez les racines jeunes infectées au cours de l'automne. Nous devons voir là une réaction dont l'intensité est liée à la période de l'année; et, par conséquent, à l'état de développement du végétal.

La réinfection se produit vers la mi-septembre.

Des vésicules se différencient; elles sont de forme régulière, d'un diamètre de 25 à 35 μ ; il peut s'en former plusieurs par cellule. Des racines isolées et abandonnées dans

des tubes contenant de la terre ou de l'ouate stériles et humides meurent, et l'endophyte qu'elles hébergent forme alors des kystes sombres intracellulaires.

Dans quelques cas, le *B. spicant* nous a montré un endophyte aux hyphes fins du type de celui qui envahit parfois les cellules corticales du *P. aquilinum*.

Tous les *Blechnum* que nous avons observés sont mycotrophes.

Le rhizomycète du *B. opacum* produit des vésicules intercalaires ou terminales (Pl. IX, fig. 5) parfois transformées en « Knaüelvesikeln » (Pl. IX, fig. 6).

Chez le *Doodia caudata*, où le champignon prend un développement considérable, les vésicules sont de véritables « resting-spores » (Pl. IX, fig. 7 et 8) dont la paroi, d'une épaisseur remarquable, peut présenter des procès coniques percés en leur axe d'un fin canalicule; ces formations méritent d'être appelées des « Röhrentüpfeln ».

B. — LES *Aspleniineae*

C'est essentiellement l'infection habituelle du *Blechnum spicant* qui se retrouve dans les racines du sporophyte de l'*Athyrium Filix femina*. La ptyophagie y existe. Les hyphes d'un Basidiomycète existent parfois à la surface des racines. Les stations très humides, qui donnent à cette plante un port particulier, ne sont pas favorables à la formation d'un complexe.

L'examen de 15 prothalles de *Phyllitis scolopendrium*, prélevés au hasard dans une riche population, et celui de 10 jeunes sporophytes appartenant à certains d'entre eux, ne nous a révélé aucune association.

Quelques échantillons d'*Athyrium*, la plupart des espèces de *Phyllitis* et diverses autres *Aspleniineae*, toutes à habitat très spécial, ne nous ont pas montré d'endophytes. Le genre *Asplenium* dont nous avons étudié 13 espèces, en provenance de plus de 25 stations différentes, ne nous a fourni que 7 cas positifs parmi lesquels il convient de noter plusieurs *Asplenium* pyrénéens.

C. — CONCLUSIONS

C'est dans la majorité des cas un endophyte à arbuscules

et à vésicules qui infecte les racines des *Asplenieae*. Dans diverses espèces, les phénomènes de phagocytose suppriment la formation de ptyosomes par une lyse de la paroi des hyphes, que nous avons assimilée à la ptyophagie décrite par BURGEFF. Ce procédé de digestion par éclatement des hyphes et déversement du cytoplasme dans le protoplasme de la cellule-hôte est très semblable à ce qui se produit chez les plantes de la famille des Légumineuses où les « cordonnets bactériens » se rompent et se vident dans la cellule envahie (DEMOLON [45], p. 572).

L'infection dans les racines des *Asplenieae* nous donne de nouvelles précisions sur le rôle de la station dans le déterminisme de la formation des complexes mycorrhiziens. Le caractère accidentel de ceux-ci fait des Fougères de la sous-famille un bon matériel pour l'étude des synthèses expérimentales de mycorrhizes.

VII. — DRYOPTERIDOIDEAE

Les *Dryopteridoideae* comptent 25 genres et plus de 1.500 espèces. Les grandes lignes de l'évolution font admettre qu'un certain nombre de ces genres sont reliés aux *Cyathea-ceae* par les *Woodsieae*.

Nos recherches ont porté sur 28 espèces provenant de 43 stations variées, comme le montre le tableau suivant :

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
<i>DRYOPTERIS</i>			
<i>serra</i> (Sw.) Kze	Caen		+
<i>lineata</i> (Bl.) C. Chr. ..	Sumatra	Len	+
<i>decursive-pinnata</i> Kze .	Yokohama	Len	+
<i>effusa</i> (Sw.) Urb.		Len	+
<i>hirtipes</i> (Bl.) Kze	Caen		+
<i>ludens</i> (Bak.) C. Chr. ..	Java	Len	—
<i>subsericea</i> (Mett.) Kze .	Nouvelle-Caléd. ..	V	+
<i>Vogelii</i> (Hk.) C. Chr. ..	Ile du Prince ...	Len	+
<i>diplaziioides</i> (Desv.) Urb.		Len	+
<i>Thwaitesii</i> (Hk.) C. Chr.		Len	—
<i>triphylla</i> (Sw.) C. Chr.	Java	Len	+

A. — LE GENRE *Polystichum*

Si les racines longues et peu ramifiées du *P. Filix mas* ne sont qu'assez faiblement contaminées, les racines très ramifiées sont riches en filaments mycéliens. Les racines jeunes demeurent quelque temps indemnes, même lorsque celles-ci cheminent au milieu de racines plus âgées infectées.

Le mycélium rencontré se présente encore ici sous plusieurs aspects :

Ce sont tantôt des hyphes intracellulaires producteurs d'éléments moniliformes dans les assises corticales périphériques semblables à ceux de l'endophyte n° 1 du *Pteridium aquilinum* (Pl. X, fig. 4); tantôt les filaments sont pourvus d'anses d'anastomose. Ceux-ci sont fréquents à l'extérieur des racines, mais, dans un cas, ils se sont montrés abondants dans les cellules-hôtes (Pl. X, fig. 2); parfois enfin ce sont de gros hyphes en pelotons dans l'écorce (Pl. X, fig. 6), aux nombreux noyaux (Pl. X, fig. 3), d'un diamètre supérieur à celui des autres hyphes aseptés qui, eux, sont demeurés externes (ce champignon ressemble à l'endophyte n° 4 du *P. aquilinum*).

La progression des hyphes aseptés, les seuls responsables d'une véritable association, se fait avec constriction au passage des membranes des cellules-hôtes; leur calibre diminue au fur et à mesure qu'ils se ramifient et ils forment des pelotons d'hyphes fins comme chez le *P. aquilinum*. La digestion de ceux-ci ne laisse subsister que des amas informes. Elle limite l'extension de l'endophyte d'autant plus énergiquement que l'infection se produit plus tard au printemps. Dès avril elle est pratiquement immédiate.

On peut considérer que, du mois de juin au mois de septembre, le *P. Filix mas* est une fougère qui s'affranchit de la symbiose mycorrhizienne.

Des vésicules sont produites, non cloisonnées à la base. Elles peuvent donner naissance à des Knaüelvesikeln (Pl. X, fig. 7), et même se former en dehors de la racine sur les hyphes aseptés de la rhizosphère qui appartiennent vraisemblablement au champignon endophyte.

Des gamétophytes de *P. Filix mas* en culture non aseptique peuvent être envahis par des champignons du sol : les

cellules atteintes perdent leurs chloroplastes, brunissent et meurent. Il s'agit d'un pur parasitisme, qui débute par les rhizoïdes.

Peu de différences existent entre cette description, celle relative au *P. spinulosum* que nous avons donnée antérieurement (BOULLARD [12]) et les observations que nous avons effectuées sur les infections des *P. acrostichoides*, *P. lonchitis* et *P. aculeatum* (Pl. X, fig. 1). Les tentatives d'infection printanière des racines sont vite étouffées par une phagocytose immédiate; la réinfection se fait en septembre.

B. — AUTRES *Dryopteridoideae*

L'étude des mycorrhizes du genre *Dryopteris* nous a fourni 12 cas positifs pour 15 espèces récoltées dans 16 stations différentes. C'est un genre communément mycotrophe; il a déjà été étudié, partiellement, par SKEPPSTEDT [125].

L'infection des *Aspidium* est très constante. Les gros troncs mycéliens peu à peu vidés de leur contenu forment des cloisons courbes (*A. falcatum* var. *Rochefordii*). Les extrémités des arbuscules « fondent ». Il y a ptyophagie. L'endophyte de l'*A. trifoliatum* possède des « Knaüelvesikeln ».

Chez les *Leptochilus*, la mycotrophie ne diffère par rien d'essentiel de celle du type. Le *L. auriculatus* nous a montré en sus de l'endophyte asepté usuel, un champignon plus fin, du même type que le champignon n° 2 du *Pteridium aquilinum*, qui forme ici, outre des vésicules, des chlamydospores.

C. — CONCLUSIONS

C'est encore aux particularités de l'habitat que nous attribuons certains cas négatifs de mycotrophie chez nos *Dryopteridoideae* : le manque d'humus ou des conditions particulièrement sèches (rochers) suffisent à expliquer l'absence de mycorrhizes.

Le mycélium asepté, intracellulaire, du rhizomycète habituel de ces plantes forme des arbuscules fugaces et donne, lors de la digestion, des amas granuleux et des vésicules. Les arbuscules, malgré leur durée éphémère et l'absence de ptyosomes bien constitués issus d'eux, contribuent à faire entrer l'infection des *Dryopteridoideae* dans le groupe des mycorrhizes « thamniscophages ».

VIII. — POLYPODIEAE

C'est un des groupes les plus importants de *Polypodiaceae*. Ses représentants, qui se répartissent sur presque tout le globe, sont souvent épiphytes.

Nous ne possédons pratiquement pas de données relatives à la mycotrophie chez les *Polypodieae*.

Nos observations se rapportent aux espèces suivantes :

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HABITAT SPÉCIAL	HERBIER UTILISÉ	MYCOTROPHIE
<i>DRYMOGLOSSUM</i>				
<i>carosum</i> (Wall.) J. Sm.				+
<i>TAENITIS</i>				
<i>lanceolata</i> Klf.			Len	—
<i>furcata</i> Willd.			Len	—
<i>HYMENOLEPIS</i>				
<i>spicata</i> (L.) Pr.			Len V	— —
<i>POLYPODIUM</i>				
<i>Deplanchei</i> Bak.			V	+
<i>lasiosipes</i> Mett.			V	—
<i>pectinatum</i> L.	Guadeloupe	épiphyte		+ pèrit
<i>trifurcatum</i> L.	Antilles		H	+
<i>vulgare</i> L.	Calvados	né stat.		—
	Colorado		Len	—
	Pyrénées	mur		—
<i>attenuatum</i> (Hb.) Willd.	New South Wales.		Len	—
<i>glaucophyllum</i> Kze ...	Antilles		H	—
<i>loriceum</i> L.	Antilles	épiphyte	Len	—
	Antilles	s/ <i>Elaeis</i>		—
<i>piloselloides</i> L.	Guadeloupe	s/ <i>Elaeis</i>		—
<i>polypodioides</i> (L.)				
Hitch.	Brésil	épiphyte	Len	—
	Guadeloupe	épiphyte		—
<i>plebejum</i> Schlecht. et				
Cham.		épiphyte	Len	—
<i>Griffithianum</i> Hk.			Len	—
<i>phymatodes</i> L.	Yaoundé	épiphyte		—
<i>SELLIGUEA</i>				
<i>Feei</i> Bory	Cherbourg	serres		+

Nos observations ont été faites sur des échantillons appartenant à 18 espèces différentes recueillies dans 25 stations. Nous voyons que les cas positifs de mycotrophie rencontrés au cours de cette étude sont très rares; nous ne pouvons citer que :

-- La présence d'éléments moniliformes dans les assises corticales périphériques des racines du *Drymoglossum carnosum*.

-- L'existence d'un manchon mycélien péritrophe chez le *Polypodium pectinatum* envoyé de Guadeloupe par M. STEHLE.

-- La présence d'hyphes rares en pelotons du type usuel chez le *Polypodium Deplanchei*.

-- Plusieurs aspects de rhizomycètes pauvrement représentés chez le *Selliginea Feei*, à savoir : des éléments moniliformes périphériques, quelques pelotons d'hyphes d'un diamètre plus courant (4 à 6 μ).

-- Quelques hyphes ténus, croissant sans ordre dans les cellules corticales du *Polypodium trifurcatum*.

Nous pouvons ranger les *Polypodiaceae* parmi les fougères à peu près indemnes d'infection mycorrhizienne. Nous pensons que leur habitat, le plus souvent épiphyte, est peu propice à l'établissement de complexes; un autre facteur peut aussi intervenir : il s'agit des exsudats racinaires dont l'étude prend chaque jour plus d'importance (voir plus bas, p. 112). Il est en effet curieux de constater que des exemplaires de *Polypodium piloselloides*, vivant sur un tronc de palmier porteur d'*Orchidaceae* symbiotiques, aient leurs racines abondamment recouvertes d'éléments moniliformes sans qu'aucun de ces hyphes septés ne pénètre dans les cellules corticales, alors que l'on signale si souvent chez les plantes les plus diverses cette infection accessoire. De même, des racines de *P. vulgare* provenant d'une station où presque toutes les plantes, et d'autres fougères en particulier, sont mycotrophes, se sont révélées exemptes de tout rhizomycète.

IX. — ACROSTICHEAE

La sous-famille des *Acrosticheae* est tenue pour la plus évoluée de la famille des *Polypodiaceae*. Le genre *Elaphoglossum* en est le plus riche.

Nous avons disposé du matériel suivant :

GENRES, ESPÈCES	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
RHIPIDOPTERIS		
<i>peltata</i> Schott.	H	+
ELAPHOGLOSSUM		
<i>villosum</i> (Sw.) J. Sm. ..		+
<i>elongatum</i> (Kze) Moore	Len	+
<i>hybridum</i> (Bory) Moore	Len	+
<i>Herminieri</i> (Bory) Moore	Len	—
<i>laminarioides</i> (Bory) Moore	Len	+
<i>lingua</i> (Raddi) Brack ..	Len	+
<i>lloense</i> (Hk) Moore ...	Len	+
<i>longifolium</i> (Jacq.) J. Sm.	Len	+
<i>spathulatum</i> (Bory) Moore	Len	+
<i>Vieillardii</i> (Mett.) Moore	V	+
PLATYCERIUM		
<i>stemaria</i> (Beauv.) Desv.	Len	—
<i>Willinckii</i> Moore.....		—
CHEIROPLEURIA		
<i>bicuspis</i> (Bl.) Pr.		+

Signalons tout d'abord la présence habituelle de deux endophytes chez la plupart des *Elaphoglossum* examinés. L'*E. elongatum* et l'*E. villosum* présentent le premier type d'infection seulement; par contre, le second type se rencontre seul chez l'*E. spathulatum*.

Il existe en effet un premier endophyte filamenteux qui peut être décrit dans les mêmes termes que le mycélium ténu, pelotonné, responsable de l'infection des *Hymeno-*

phyllum (voir p. 39); ses pelotons denses se forment seulement dans les assises les plus profondes de l'écorce; à la périphérie, le mycélium progresse d'une manière plus désordonnée; les files longitudinales de cellules envahies par ce rhizomycète constant sont semblables à celles observées chez les *Hymenophyllum*.

Le second endophyte n'est autre que la Chytridiale responsable de la déformation des sommets des poils radicaux de divers *Hymenophyllum* et qui, ici encore, provoque les mêmes morphoses (Pl. X, fig. 9) en différenciant sur place des zygotes accompagnés d'anthéridies et des sporanges à bec de déversement vers l'extérieur; les zygotes sont à membrane épaisse et zonée.

Nous avons examiné avec attention les racines du sporophyte de *Cheiropleuria bicuspis*, qui avait déjà retenu l'attention de NAKAI [105]. Cette fougère chinoise possède un endophyte dont l'aspect est identique à celui des rhizomycètes qui envahissent notre *Pteridium* ou notre *Blechnum* indigènes. C'est un aspect d'infection typique des Polypodiaceae.

La mycotrophie du sporophyte du *C. bicuspis* ne saurait nous étonner; le gamétophyte est déjà, parfois, mycothallique, cependant STOKEY et ATKINSON [131] ont obtenu en culture pure des prothalles indemnes de toute infection et pourtant tout à fait normaux. Devant la banalité de l'aspect de l'endophyte (Pl. X, fig. 8) chez cette fougère, nous ne croyons pas qu'il soit nécessaire de créer une famille spéciale pour cette plante, comme le fit NAKAI; les mycothalles sont rares chez les *Polypodiaceae*, mais l'existence d'un complexe dont on a reconnu l'inconstance nous paraît être un fragile argument pour entraîner une modification de la systématique actuelle.

X. — CONCLUSIONS RELATIVES A L'ÉTUDE DE LA MYCOTROPHIE CHEZ LES *POLYPODIACEAE*

L'étude de la mycotrophie des *Polypodiaceae* a mis en évidence le rôle de la station. Bien que les sous-familles de ces fougères que l'on tient habituellement pour les plus

anciennes (les *Davalliace*, les *Pterideae*, entre autres) se révèlent fréquemment mycotrophes, c'est le régime de la « symbiose occasionnelle » qui se rencontre ici, liée aux facteurs externes; sous la dépendance de la « station » (en sous-entendant par là tous les facteurs externes que nous étudierons plus loin), la formation d'un complexe mycorrhizien nous semble être une association facultative, utile peut-être, mais en aucune façon nécessaire.

PARKERIACEAE

Un genre unique et quelques espèces seulement constituent la famille des *Parkeriaceae*. Ces Fougères vivent sous les tropiques, enracinées dans la vase ou dans les lieux faiblement recouverts d'eau.

Elles sont annuelles, quoique, par la formation de bourgeons adventifs, elles puissent assurer leur pérennance.

Les prothalles sont habituellement dioïques, mais MAHABALE [95] en a vus qui étaient hermaphrodites, et, chez certains d'entre eux, il a noté la présence d'un champignon endophyte qui avait déjà été signalé autrefois par LEITGEB [84].

Le sporophyte n'a pas montré d'infection à ASAI [1].

Pas davantage nous n'avons pu observer de complexe mycorrhizien dans les racines du sporophyte de deux échantillons de *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn. issus de l'Herbier Lenormand où ils figuraient avec la mention « lieux humides ».

L'habitat peut être la raison de nos résultats négatifs, sans que nous devions toutefois négliger le fait que nous nous sommes adressé à une plante annuelle; les mycothalles observés par MAHABALE provenaient peut-être d'un substratum plus sec, donc plus favorable à une infection fongique, que les vases immergées.

HYDROPTÉRIDALES

Sous l'appellation d'Hydroptéridales, à cause de leur adaptation à la vie aquatique, les deux familles des *Marsileaceae* et des *Salviniaceae*, ont été souvent réunies, bien que leurs affinités respectives incitent plutôt à rapprocher les *Marsileaceae* des *Schizaeaceae* et les *Salviniaceae* des *Hymenophyllaceae* ou des *Cyatheaceae*.

MARSILEACEAE

Les *Marsileaceae* sont des plantes semi-aquatiques qui comprennent surtout les genres *Marsilea* et *Pilularia*.

Aucun endophyte n'a été signalé jusqu'alors chez ces plantes.

Nous nous sommes adressé aux espèces suivantes :

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
MARSILEA			
<i>aegyptiaca</i> Willd.	Gabès	Len	—
<i>Brownii</i> A. Br.	N S. Wales	Len	—
<i>capensis</i> A. Br.	Afrique Australe.	Len	—
<i>coromandelica</i> Burm. ..	Guyane	Len	—
<i>crenulata</i> Desv.	Ile Maurice	Len	—
<i>diffusa</i> Lepr.	Madagascar	Len	—
<i>Drummondii</i> A. Br.	N. S. Wales	Len	—
<i>elata</i> A. Br.	Australie	Len	—
<i>gibba</i> A. Br.	Yalinga	L T	—
<i>hirsuta</i> R. Br.	Nouvelle-Hollande	Len	—
<i>mutica</i> Mett.		V	—
<i>pubescens</i> Tenore	Hérault	Lév	—
<i>quadrifolia</i> L.	Jura	Len	—
	Saint-Galmier ...	Lév	—
<i>vestita</i> Hk. et Grev. ...	Orégon	Len	—
PILULARIA			
<i>globulifera</i> L.	Ain	Lév	—
	Indre	Lév	+

SALVINIACEAE

Ces végétaux sont indiscutablement des Fougères mais leur position est incertaine, car elles sont trop modifiées par leur habitat pour que leurs affinités réelles soient décelables.

L'absence de tout fossile dans les terrains prétertiaires est, selon SEWARD [123], le témoignage d'une famille assez récente (Vol. II, p. 477).

Elle comprend deux genres : les *Salvinia* et les *Azolla*.

Les *Salvinia* n'ont pas de racines. Les feuilles modifiées qui en tiennent lieu chez les *Salvinia natans* (L.) All. et *S. auriculata* Aublet, que nous avons examinées, ne sont pas infectées.

Chez les *Azolla*, les feuilles des sporophytes hébergent une Algue bleue du genre *Anabaena*, mais leurs racines sont toujours dépourvues d'endophyte, comme nous l'avons constaté chez deux espèces qui croissaient dans les fossés : les *A. caroliniana* Willd. et *A. filiculoides* Lam.; le premier provenant de l'herbier Lenormand, et recueilli dans la Gironde, le second récolté à Caen.

Il n'y a donc pas de formation de complexes mycorrhiziens chez les *Salviniaceae*

EQUISETACEAE

Les ancêtres de nos Prêles actuelles sont très anciens : dès le Primaire, les *Calamites* constituent des ancêtres indiscutables de nos *Equisetum*.

La majeure partie de ces végétaux vivent dans les terrains humides, les marécages, les fossés; mais il y a quelques espèces cependant qui croissent dans les prairies et les bois;

leur habitat est donc relativement varié. Il expliquera les résultats que nous avons obtenus dans l'examen des formes désignées ci-dessous :

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
<i>EQUISETUM</i>			
s.g. <i>Euequisetum</i>			
<i>arvense</i> L.	Normandie	Len	+
	Coimbra		+
<i>maximum</i> Lam.	Normandie		+
	Meudon	Len	+
<i>silvaticum</i> L.	Alpes	Len	+
<i>limosum</i> L.	Normandie		—
s.g. <i>Hippochaete</i>			
<i>giganteum</i> L.	Brésil	Len	—
<i>ramosissimum</i> Desf. ...	Rochefort	Lév	—
<i>debile</i> Roxb.		Len	—
<i>robustum</i> A. Br.	Louisiane	Len	+
<i>hiemale</i> L.	Normandie	Len	—
	Ardenne	Len	—
	Alpes	Len	—
<i>hiemale</i> L. var. <i>Schlei-</i> <i>cheri</i> Milde.....		Lév	+
<i>hiemale</i> L. var. <i>occiden-</i> <i>tale</i>		Len	—
<i>trachyodon</i> R. Br.	Allemagne	Len	+
<i>variegatum</i> Schl.	Alpes	Len	+
<i>scirpoides</i> Michx.	Norvège	Len	+
<i>littorale</i> Kühl. et Rup. .	Arles	Len	—

L'*Equisetum arvense* et l'*E. hiemale* var. *occidentale* (Pl. XI, fig. 1 et 4) possèdent dans les assises périphériques des hyphes de calibre moyen porteurs d'éléments ampulliformes; ce sont surtout les racines les plus fines qui montrent de tels complexes.

L'*E. hiemale* var. *Schleicheri*, l'*E. arvense*, tant en herbier que sur du matériel frais, et l'*E. trachyodon* (Pl. XI, fig. 2), possèdent en outre un endophyte intracellulaire, très irrégulièrement septé par des cloisons transversales ou courbes; les vésicules intracellulaires, sphériques ou allongées, qu'il

produit sont étroitement appliquées contre les parois des cellules-hôtes et leur pédicelle est d'un diamètre inférieur à celui des autres hyphes de l'endophyte.

Chez l'*E. maximum* des deux stations considérées et chez l'*E. scirpoides* (Pl. XI, fig. 4), un champignon hyalin, aux filaments ténus, de 2 μ de diamètre, — qui passe aisément inaperçu aux faibles grossissements, en raison de son caractère incolore et de sa finesse — sillonne en tous sens les cellules-hôtes d'une façon constante. Parfois aussi s'y rencontrent des hyphes à vraies et fausses cloisons comme chez les *Equisetum* signalés ci-dessus.

Chez l'*E. silvaticum*, des cordonnets d'hyphes à boucles forment une riche rhizosphère. L'endophyte intracellulaire est de diamètre normal, très régulièrement septé en éléments courts non renflés. Les figures données par LOHMANN [87] rendent exactement compte des aspects que nous avons observés.

Ils sont également fournis par l'*E. robustum*.

A côté de son endophyte normal, l'*E. hiemale* var. *occidentale* nous a montré des formations que nous croyons devoir attribuer à une Chytridiale : il s'agit sans doute de « kystes » et de « sporanges » vides.

L'*E. hiemale* récolté dans les Ardennes renfermait également des vésicules intracellulaires à paroi mince; elles étaient entassées, déformées par pressions réciproques; vides en général, elles montraient parfois un contenu rétracté. Des 14 vésicules que nous avons vues, aucune n'était reliée à un hyphe.

Beaucoup d'*Equisetum* sont dépourvus d'endophyte comme l'indique notre tableau ci-dessus.

L'existence de filaments fongiques chez une espèce fossile mérite d'être rappelée (FRITEL et VIGUIER [54]).

Les cas positifs de mycotrophie se rencontrent chez les espèces qui possèdent des tubercules (ceux-ci ont été signalés en effet chez un certain nombre d'*Equisetum* par DUVAL-JOUVE [48]).

A la suite de WEISS [138], qui remarquait l'absence de mycorrhizes chez les *Equisetaceae* des eaux des Lower Coal Measures, nous devons admettre que, même dans les cas positifs, l'infection demeure discrète : l'examen des verti-

cilles successifs de racines d'un même rhizome de l'*E. maximum* nous a fourni les proportions suivantes : 2 racines infectées sur les 13 d'un verticille, puis aucune des 12 racines du verticille suivant, puis 2 racines sur les 13 du troisième verticille, etc...

Les mycorrhizes se montrent donc absentes ou réduites chez les *Equisetaceae*.

LYCOPODIACEAE

De nombreuses formes fossiles de *Lycopodiaceae* ont été retrouvées dans les terrains primaires. HØEG [66] a rappelé que de très anciennes affinités unissent les Lycopodiales et les Psilophytales. Le *Baragwanathia* ou le *Drepanophycus* existaient en des temps aussi reculés que les Psilophytales mais étaient déjà affines anatomiquement des Lycopodiales.

Le *Phylloglossum Drummondii* a été considéré à plusieurs reprises comme l'une des plus archaïques Ptéridophytes vivant encore actuellement, à cause de ses ressemblances avec le jeune sporophyte du *Lycopodium cernuum* auquel il correspondrait en tant que forme arrêtée dans son développement. TREUB [135], qui accorde une valeur d'organe primitif au protocorme des *Lycopodiaceae*, vestige des structures des premières Ptéridophytes, partage ces vues; par contre, EAMES [49] ne reconnaît chez le *Phylloglossum* que le résultat d'une régression de formes initialement complexes.

Pendant longtemps, deux genres seulement y ont été reconnus : *Phylloglossum* et *Lycopodium*. Les récents travaux de ROTHMALER [118] tendent à modifier la systématique actuelle des Lycopodiales en général et du genre *Lycopodium* en particulier; nous verrons que la conception de cet auteur, fondée sur des considérations d'ordre anatomique et biologique, se trouve appuyée par les divers « types » de mycorrhizes qui existent chez les Lycopodes.

Les gamétophytes des Lycopodes sont souterrains et incolores, en partie au moins; celui du *Phylloglossum* serait chlorophyllien, comme celui du *Lycopodium cernuum* selon THOMAS [134]; CRIE [40] l'a décrit dans ses premiers stades tubérisé et incolore, et SAMPSON [120] l'a confirmé.

Les sporophytes des deux genres sont dressés ou rampants; ils se ramifient dichotomiquement.

Les processus de la multiplication végétative y sont variés : par gemmes, par bulbilles, par isolement des sommets des rhizomes ramifiés. Les bulbilles du *L. Phlegmaria* hébergent un champignon endophyte.

L'étude des mycothalles et des mycorrhizes a fait l'objet d'aussi nombreux mémoires que celle des mycorrhizes des *Orchidaceae* ou des *Ericaceae*. Les résultats relatifs aux prothalles sont constants : l'infection y est très nette; par contre, les sporophytes ne semblent héberger que très irrégulièrement des rhizomycètes.

Joignant ses propres résultats aux longs mémoires de BRUCHMANN [18 à 24], aux observations de JANSE [70] et aux publications de TREUB [135], BURGEFF a réalisé une mise au point [25] sur les mycothalles des Lycopodes. D'après les modes variés de digestion des endophytes par leurs hôtes, il a distingué quatre types de complexes qu'il nomme : « ptyophage, chylophage, nécrophage, nécro-chylophage ». Nous nous sommes efforcé d'étudier les racines d'espèces de Lycopodes dont les gamétophytes réalisent des associations de chacun de ces quatre types.

Notre travail s'est limité aux sporophytes, et nos observations ont porté sur les 32 espèces ou variétés de *Lycopodiaceae* suivantes, récoltées dans 51 stations différentes.

Un complexe mycorrhizien souvent réduit a été observé chez 19 espèces de *Lycopodium*, sur les 31 étudiées; mais les associations abondantes, nettes, des sporophytes, qui peuvent être aisément rattachées aux « types » que nous connaissions, sont rares; certains sporophytes n'ont été considérés comme constituant des mycorrhizes qu'à la faveur d'une infection réduite par rapport à l'ensemble de leur appareil radical.

La faiblesse de l'infection, l'altération du matériel d'herbier, la rareté des racines de nos échantillons, ne nous ont

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HABITAT SPÉCIAL	HERBIER UTILISÉ	MYCO-TROPHIE
<i>PHYLLOGLOSSUM</i>				
<i>Drummondii</i> Kze	Wannon River .		Len	+
<i>LYCOPODIUM</i>				
<i>Selago</i> L.	Vire	Jardin	Lam	+
	Muséum Paris ..			+
	?		Ch	+
	Orne		Mor	+
	Calvados		Ch	+
	Saint-Petersbourg		M	+
	Lazistan		Len	—
	Détroit de Davis.		Len	—
<i>Saururus</i> Lam.	Pérou		Len	—
<i>suberectum</i>	Açores		Len	—
<i>lucidulum</i> Michx.	Nouvelle-Anglet. .		Len	—
<i>reflexum</i> Lam.			H	+
			Ch	+
			Len	—
<i>verticillatum</i> L.	Ile Bourbon		Len	+
<i>tetragonum</i> Hk. et Grev.	Bolovie.....		Len	—
<i>setaceum</i> Hamilt.	Nilghiries		Len	+
<i>dichotomum</i> Jacq.	Rio de Janeiro ..		Len	—
<i>linifolium</i> L.	Brésil		Len	—
			H	+
<i>carinatum</i> Desv.	Nouvelle-Zélande.		Ch	—
<i>obtusifolium</i> Sw.	Madagascar.....		Len	+
<i>squarrosus</i> Forst.			V	+
<i>phyllanthum</i> var. <i>nulans</i>				
Brack.	Nouvelle-Caléd. .		Len	+
<i>Phlegmaria</i> L.		épiphyte	L T	+
			Ch	+
	Java		Len	—
<i>ophioglossoides</i> Lam. ..		épiphyte	L T	+
	Ile Bourbon		Len	—
<i>aqualupianum</i> Spr.	Andes		H	+
<i>serratum</i> Thbg.	Ceylan		Len	—
<i>firmum</i> Mett.			H	+
<i>rigidum</i> Gmel.	Martinique		Len	—
<i>taxifolium</i> Sw.			H	+
<i>taxifolium</i> Sw. var. <i>pas-</i>				
<i>serinoides</i> H. B. K. ..			H	+
<i>complanatum</i> L.	Saint-Petersbourg.	montagnes	M	+
<i>alpinum</i> L.			Len	+
	Muséum Paris ..	jardin		+

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HABITAT SPÉCIAL	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
<i>clavatum</i> L.	Hohneck		Ch	+
	Haute-Loire		Ch	+
	Jurques		Ch	+
	Saint-Pétersbourg.		M	+
<i>annotinum</i> L.	Saint-Pétersbourg.	montagnes	M	+
<i>paniculatum</i> Desv.	Chili.....		Len	—
<i>inundatum</i> L.	Saint-Pétersbourg.	marais	M	—
<i>carolinianum</i> L.	Gabon	marais	L T	—
	?	marais	H	—
<i>cernuum</i> L.	Guadeloupe	latérite		+
	Chine		Len	—
<i>cernuum</i> L. var. <i>curva-</i> <i>tum</i> Sw.			Len	—

pas permis, dans les cas positifs, de reconnaître avec certitude tel ou tel mode de digestion; nos documents se rapportent plutôt à l'aspect général des hyphes, à leur mode de progression, à leur calibre, ainsi qu'aux vésicules qu'ils produisent.

Chez le *L. Selago*, le pelotonnement des hyphes assez fins dans l'écorce des racines envahies ne présente pas la régularité que lui accordent les auteurs des descriptions répétées du champignon endophyte des gamétophytes. Le rhizomycète différencie des vésicules intracellulaires, riches en huile, et en continuité avec l'hyphe qui les porte. Il produit, en outre, de nombreux corps sphériques, libres dans les cellules-hôtes le plus souvent, sous la forme de vésicules analogues à celles que JANSE a rencontrées dans les cellules du prothalle du *L. Phlegmaria* et qu'il rapproche des « mégaloconidies » signalées par TREUB [135] chez le *L. cernuum*.

Les pelotons sont plus aisément reconnaissables et constitués par des hyphes de plus fort calibre chez le *L. verticillatum* (Pl. XI, fig. 8). Les hyphes progressent toujours à l'intérieur des cellules-hôtes et jamais entre elles, même dans les assises corticales les plus profondes. Cet endophyte assez rare ne formait pas de vésicules dans les racines que nous avons examinées,

Chez plusieurs *Lycopodium*, nous n'avons pas rencontré de mycélium endophyte et cependant certaines cellules-hôtes renfermaient des vésicules de taille et de forme variables, à paroi généralement assez épaisse et à contenu dense. Rares mais présentes chez le *L. setaceum* (Pl. XI, fig. 6), elles étaient très communes, voire même pressées les unes contre les autres, dans une même cellule, chez le *L. obtusifolium* (Pl. XI, fig. 5). L'appellation de « chlamydospores » leur conviendrait, en dépit de l'absence de tout hyphe susceptible de les avoir engendrées. Il s'agit vraisemblablement de formations voisines de celles décrites par GOEBEL [56] en ces termes : « ... spitzovale, derbwändige, mit grossen Oeltropfen versehen Zellen, welche als terminale Hyphenanschwellungen entstehen. »

Dans les complexes mycorrhiziens des *L. alpinum* (Pl. XI, fig. 7) et *L. cernuum*, le champignon forme des pelotons peu denses de gros filaments et se propage par un seul hyphe vers la cellule-hôte voisine. Nous avons remarqué que des vésicules étaient différenciées par l'endophyte alors que les hyphes étaient encore sains; il s'agit donc d'une production normale du mycélium et non de formations de souffrance. Ces vésicules de petite taille, sphériques, gorgées de réserves, ressemblent beaucoup à celles que nous avons observées chez l'*Ophioglossum vulgatum* (voir plus haut).

Dans les *Orchidaceae*, la symbiose fongique est la condition *sine qua non* du développement des plantules à partir des graines rudimentaires; au stade adulte, ces plantes conservent toujours, ou presque, leur associé fongique. Chez les *Lycopodiaceae*, la même contrainte lie le prothalle à l'endophyte mais, non indispensable pour un développement ultérieur, le rhizomycète fait défaut chez la plupart des sporophytes; il n'y a plus alors qu'une symbiose occasionnelle et réduite chez certaines espèces, nulle chez d'autres.

Ces prothalles, ainsi que ceux des *Ophioglossaceae*, ont déjà été rapprochés par Noël BERNARD [7] des protocormes d'*Orchidaceae*. Il semble que le champignon joue dans le déterminisme de la germination des spores un rôle assimilable à celui démontré par MARIAT [97] entre autres, lors des premiers stades de la germination des graines d'*Orchidaceae*. Cette hypothèse est étayée par les récents travaux

de WETMORE et MOREL [140] qui ont obtenu des développements aseptiques de gamétophytes de *L. cernuum* sur un milieu nutritif riche en vitamines.

N'ayant pu étudier les gamétophytes des Lycopodes, nous ne sommes pas en mesure de discuter l'opinion de BURGEFF [25] qui pense qu'une corrélation existe entre le mode de digestion « nécrophage » de l'endophyte et la croissance marginale active des prothalles acquérant alors la forme lobée, tels que ceux du *L. clavatum*; d'autre part, entre la « chylophagie » et le caractère massif, en toupie, comme chez le *L. complanatum*, ou la structure charnue mais relativement élancée des gamétophytes du type de celui du *L. Selago*.

Comme nous l'avons déjà remarqué lors de l'étude des *Ophioglossaceae*, aux difficultés de la germination des spores se substitue également ici la grande faculté de multiplication végétative (cf. CLARKE [36]).

SELAGINELLACEAE

C'est une grande famille que l'hétérosporie incite à considérer comme récente. Pourtant, le genre *Selaginellites*, du Carbonifère inférieur, a des structures comparables à certaines Sélaginelles actuelles.

Grâce à son genre *Selaginella*, la famille comprend 500 espèces environ. Elles vivent surtout dans les forêts des régions tropicales. Les Sélaginelles, construites sur un plan parallèle à celui des Lycopodes, ont un port très variable, puisque certaines d'entre elles sont rampantes, d'autres dressées et mêmes arbustives. A partir de tiges aériennes se détachent des axes descendant vers le sol et dont la nature a déjà fait l'objet de contestations. On les désigne sous le nom de « rhizophores » (« Wurzelträger » de NAGELI et LEITGEB [101]).

Divers botanistes, parmi lesquels BRUCHMANN [23] et

JANSE [70], reconnaissent la symbiose chez quelques espèces de Sélaginelles.

Nous avons étudié des Sélaginelles de position systématique très diverse à l'intérieur de cet immense genre. Le tableau suivant en rend compte :

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HABITAT SPÉCIAL	HERBIER UTILISÉ	MYCO-TROPHIE
<i>SELAGINELLA</i>				
s.g. <i>Homoephyllum</i>				
<i>rupestris</i> Pr.		lieux secs	Len	—
<i>njamnjamensis</i> Hier. ..	A.E.F.		L T	—
s.g. <i>Heterophyllum</i>				
<i>lepidophylla</i> (Hk. et Grev.) Spr.	Amérique		Len	—
<i>Emmeliana</i> Van Geert .	Caen	serres		+
<i>Vogelii</i> Spr.			L T	—
<i>caulescens</i> Spr.	Java	épiphyte		—
<i>flabellata</i> Spr.	Guadeloupe		H	—
<i>versicolor</i> Spr.			L T	—
<i>helvetica</i> Link			Len	+
	Haute-Savoie		Len	+
	Muséum Paris ..			—
<i>denticulata</i> Link.	Toulon		Len	—
	Hyères		Len	—
<i>jungermannioides</i> Spr. .	Ile Bora-Bora ...		Ch	+
<i>Blumei</i> Spr.	Java		Len	—
<i>intermedia</i> Spr.	Kenolo		Len	+
<i>Plumea</i> Spr.			Len	—
<i>apus</i> Spr.	Caen	serres		+
<i>tenerrima</i> A. Br.	Gabon		L T	+
<i>molliceps</i> Spr.	Gabon		L T	+
<i>Soyauxii</i> Hier.	Gabon		L T	—
<i>Wallichii</i> Spr.	Laos		Len	+
<i>Wildenovii</i> Bak.	Caen	serres		+
<i>stolonifera</i> Spr.			H	+
<i>concinna</i> (Swartz.) Spr.			Len	—
<i>Kraussiana</i> A. Br.	Kew	serres	Len	+
	Caen	serres		+
<i>Kraussiana</i> A. Br. var.				+
<i>aurea</i> Hort.	Caen	serres		+
<i>grallipes</i> Alston.			L T	+

Chez le *S. Wildenovii*, les zones envahies sont colorées en jaune. Le mycélium est asepté, intracellulaire dans les assises périphériques, mais devient intercellulaire en profondeur (Pl. XII, fig. 1). Entre des assises profondes se rencontrent des vésicules intercellulaires, dépourvues de cloison basale. Les vésicules atteignent parfois de grandes dimensions; elles se localisent alors entre les cellules de l'hôte qu'elles écartent. La plupart sont terminales mais il en est d'intercalaires. Ce sont ces vésicules qui, à cause de leur richesse en graisse, donnent une teinte jaune aux parties envahies. L'évolution de leur contenu se fait suivant le même mode que celui décrit par JANSE [70]. Elles se trouvent groupées par plages (Pl. XII, fig. 1).

Les ptyosomes sont également bien localisés. Nous n'en avons guère vu au niveau des assises profondes.

Il est possible que l'espèce étudiée par JANSE à Java soit le *S. Wildenovii* car les caractères qu'il rapporte de l'endophyte concordent avec ceux ci-dessus décrits.

Les racines du *S. Emmeliana* renferment le même endophyte (Pl. XII, fig. 2). Bien que les porte-racines se soient abondamment ramifiés en racines incolores infectées, ils demeurent chlorophylliens et indemnes dans leur partie supérieure. L'infection des jeunes racines se fait au contact des restes pourrissants de racines âgées. Le mycélium envahissant a quelques cloisons; le diamètre des hyphes, quoique toujours irrégulier, augmente quelque peu lors de la pénétration dans l'hôte. La digestion, localisée dans les assises 3 et 4 de l'écorce, semble être le seul reste de l'infection dans les racines anciennes.

Un endophyte très semblable se rencontre chez les *S. Kraussiana* et *Kraussiana* var. *aurea*; il forme aussi des cloisons transversales ou courbes (Pl. XII, fig. 3).

A la surface des racines du *S. apoda* cheminent de très nombreux hyphes. Les hyphes intracellulaires, cloisonnés, parviennent aux assises profondes où, devenant intercellulaires, ils donnent, comme on l'a vu ci-dessus chez d'autres espèces, naissance à de nombreuses vésicules groupées par plages.

A un stade favorable, il nous a été possible de déceler la présence d'arbuscules latéraux intracellulaires chez le *S. hel-*

vetica. Il est probable que ces formations existent avant qu'apparaissent les ptyosomes (Pl. XII, fig. 4) chez les autres Sélaginelles également; leur caractère éphémère expliquerait la rareté de leur observation.

Un rhizomycète du même type que les précédents se rencontre encore chez le *S. intermedia*; mais cette espèce est envahie en outre par un deuxième champignon qui présente les caractères suivants : mycélium fin, asepté, peu ou pas pelotonné, localisé dans les assises périphériques, produisant de petites vésicules sphériques intracellulaires; il n'est pas impossible de rapprocher de telles « vésicules » de ce que TREUB considérait comme des « mégaloconidies ». Ce nouvel endophyte est le seul présent chez le *S. jungermannioides*.

Nous avons pu reconnaître une infection dans 50 % des espèces de nombreuses Sélaginelles que nous avons eues à notre disposition.

Aucun représentant du sous-genre *Homoephyllum* ne contracte d'association, et chez les espèces du sous-genre *Heterophyllum* il n'y a pas de lien entre l'infection et la position systématique.

La variété des stations suffit à expliquer la plupart des cas d'infection ou d'immunité. Cependant, BRUCHMANN [22] supposait que la culture pouvait faire perdre son endophyte au *S. Lyalii*. De tels affranchissements de la symbiose sont possibles mais des échantillons de Sélaginelles provenant de serres nous ont montré une infection aussi constante que les exemplaires récoltés dans la nature.

L'immunité des rhizophores serait-elle liée à la présence de chloroplastes ou n'y a-t-il pas une immunité de ces organes semblable à celle dont jouit le rhizome des *Hymenophyllum* ? L'existence d'un endophyte reconnue par HARVEY-GIBBSON [62] dans les racines et la base des tiges du *S. spinosa* semble s'opposer à ces vues : à moins que, dans les observations de HARVEY-GIBBSON, la portion de tige infectée ait occupé une situation hypogée, auquel cas nous pourrions parler de « mycorrhizomes ».

Les zones les plus communément envahies sont celles dépourvues de poils absorbants.

Les caractères de l'endophyte des Sélaginelles : hyphes de gros calibre, intra puis intercellulaires, avec formation de

ptyosomes et de vésicules, nous font placer les mycorrhizes de ces plantes parmi les infections du type « thamniscophage » de BURGEFF.

Le *S. jungermannioides* et le *S. intermedia* nous offrent une infection mycorrhizienne qui présente d'étroites ressemblances avec celle de certains Lycopodes. Nous pensons qu'une série continue peut nous conduire des mycorrhizes des *Lycopodiaceae* à celles des *Selaginellaceae* par l'intermédiaire du *S. jungermannioides* et du *S. intermedia*. Ces deux espèces avaient déjà fait l'objet de descriptions d'ordre systématique sous l'appellation générique de *Lycopodium*.

ISOETACEAE

Ce sont des végétaux aquatiques ou amphibies, parfois terrestres. La position systématique des *Isoetaceae* est peu aisée à définir; il semble qu'il faille se tourner vers les loin-

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
<i>ISOETES</i>			
gr. <i>Aquatica</i>			
<i>lacustris</i> L.	Puy-de-Dôme	Len	—
<i>echinospora</i> Dur.	Lac de Guéry ...	Len	—
gr. <i>Amphibia</i>			
<i>Engelmanni</i> A. Br.		Len	+
<i>Boryana</i> Dur.	Landes	Len	—
<i>velata</i> A. Br.	Roquehaute	Len	—
<i>setacea</i> Bosc.	Roquehaute	Len	—
<i>melanopoda</i> J. Gay	Illinois	Len	—
<i>riparia</i> Engelm.	Delaware	Len	—
<i>saccharata</i> Engelm.	Maryland	Len	—
<i>Tuckermanni</i> A. Br.		Len	—
gr. <i>Terrestris</i>			
<i>Duriaei</i> Bory	Bastia	Len	—
	Oran	Len	—
<i>Hystrix</i> Bory	Mascara	Len	—

taines *Ophioglossaceae* et les *Marattiaceae* (Eusporangiées comme elles).

Un seul genre constitue la famille : le genre *Isoetes*.

L'*Isoetes japonica*, selon ASAI [1], et l'*I. Duriaei*, d'après PICCONE [111], sont sans endophyte.

Nous avons étudié des représentants des divers sous-genres : *Aquatica*, *Amphibia*, *Terrestris*.

L'absence de mycorrhizes chez ces plantes dont la plupart ont un habitat aquatique ne nous surprend pas; on peut admettre que l'*I. Engelmanni* constitue une exception, encore que nous ne puissions répondre de la constance du complexe

PSILOTACEAE

Les *Psilotaceae*, ainsi qu'il ressort de leur organisation, constituent un petit groupe sûrement très ancien. Elles ne comprennent que les deux genres *Psilotum* et *Tmesipteris*.

Par son organisation, le *Psilotum triquetrum* « rappelle les Psilophytinées mais modernisées » (selon EMBERGER [51], p. 133). On a l'habitude de rapprocher les *Psilotaceae* des *Lycopodiaceae*.

Ces plantes sont considérées comme plus ou moins saprophytes. Les *Psilotum*, très résistants à une dessiccation accrue, se développent sur une terre parfois aride; les *Tmesipteris* sont des épiphytes sur les troncs de divers végétaux. Les uns et les autres sont sans racines; ils n'ont comme appareil souterrain que des rhizomes rameux. La multiplication végétative joue un rôle important dans leur propagation. Elle se fait à partir de gemmes qui s'isolent et peuvent connaître une phase de repos avant de donner naissance à de nouvelles plantes; leurs cellules sont bourrées d'amidon.

L'archaïsme de cette famille et la rareté de ses représentants expliquent que, dès avant 1900, plusieurs botanistes aient consacré des mémoires étendus tant à leurs sporophytes qu'à leurs gamétophytes. L'infection mycorrhizienne des sporophytes, des gamétophytes et des gemmes y est cons-

lamment observée sauf dans un cas : COSTANTIN [39] a signalé l'immunité d'échantillons non fructifères de *P. triquetrum* prélevés dans les serres du Muséum de Paris.

Aux gros travaux de DANGEARD [41], de DE SÖLMS-LAUBACH [126], de SHIBATA [124] il est difficile d'apporter des compléments. Toutefois, nous retracerons brièvement les aspects d'infection qui nous ont été fournis par les *Psilotum* et *Tmesipteris* ci-après :

GENRES, ESPÈCES	LIEU DE RÉCOLTE	HERBIER UTILISÉ	MYCO- TROPHIE
<i>PSILOTUM</i>			
<i>triquetrum</i> Sw.	Nouvelle-Caléd. ..	V	+
	Australie	T-B	+
	Indochine		+
<i>TMESIPTERIS</i>			
<i>tannensis</i> Bernh.	Philippines	T-B	+
	?	Len	+

Les endophytes, dans les rhizomes des deux genres, forment des pelotons mycéliens; la continuité entre les pelotons de deux cellules adjacentes n'est assurée que par quelques hyphes, deux ou trois le plus souvent.

Les hyphes responsables de la formation de ces pelotons sont généralement de fort calibre et enroulés de façon lâche. Il s'agit vraisemblablement du *Cladochytrium Tmesipteridis* Dangeard (Pl. XII, fig. 7). Ce champignon atteint une forte proportion des cellules corticales et différencie des vésicules (Pl. XII, fig. 7). La formation de celles-ci, la finesse de leur membrane, le fait qu'elles soient très fréquemment vides et plissées (Pl. XII, fig. 8) nous incitent à leur accorder la valeur de « sporanges » de DANGEARD ([41], p. 185); nous n'avons pas observé les « zygotes » qu'il décrit.

Dans les cellules où se produit la digestion, il ne subsiste bientôt plus qu'un amas central relié aux parois de la cellule-hôte par des trabécules, qui sont des vestiges des hyphes de liaison (Pl. XII, fig. 7).

Le rhizome de *Psilotum* est en outre infecté par les fila-

ments d'un champignon asepté (Pl. XII, fig. 6). Il pourrait s'agir du rhizomycète décrit par DANGEARD ([42], p. 226) chez le *Tmesipteris Vieillardii* Dang. et rapproché par lui des endophytes des *Orchidaceae*.

Nous n'avons pas rencontré le mycélium ténu qui, d'après DANGEARD, infecte le rhizome du *T. tannensis* ([42], p. 227).

Il nous faut insister sur la présence constante d'un endophyte dans les seuls organes absorbants, les rhizomes, de ces plantes. Il est curieux de constater que l'immunité présentée par les rhizomes chez les plantes qui ont des racines, disparaît chez celles-ci qui en sont dépourvues. La constance de l'infection nécessaire au développement des *Psilotaceae* explique les difficultés de la germination de leurs spores. La reproduction par les prothalles qui nécessite, dans la nature, le champignon endophyte est sans doute rare; la plante la pallie par une multiplication végétative intense en séparant des gemmes, directement contaminées par le champignon.

BERTRAND [11] croyait que la germination des spores de ces Ptéridophytes était chose aisée lorsqu'il écrivait : « Les spores germent sur la terre humide. » En fait, le problème reste entier. BURGEFF [25] le rappelait encore en 1938, et nous-même n'avons pu obtenir de prothalles en utilisant des milieux analogues à ceux qui conviennent aux *Orchidaceae* ou aux Lycopodes (WETMORE et MOREL [140]), pour faire nos semis.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE DES DIVERS ORGANES DES RHIZOMYCÈTES DES PTÉRIDOPHYTES. CLASSIFICATION DES COMPLEXES CONSTITUÉS. FACTEURS DÉTERMINANT LA MYCOTROPHIE. ÉVOLUTION ANNUELLE DES COMPLEXES. L'ÉVOLUTION DES PTÉRIDOPHYTES DANS SES RAPPORTS AVEC LA SYMBIOSE.

I. — PARTICULARITÉS DES MYCORRHIZES DES PTÉRIDOPHYTES

Les associations mycorrhiziennes sont courantes chez les Ptéridophytes, mais l'infection s'y révèle plus ou moins abondante. Pour une racine donnée il est possible d'établir le rapport de la longueur sur laquelle s'étend l'endophyte à la longueur totale de la racine (en négligeant les coiffes généralement immunes). En groupant les résultats fournis par les diverses racines d'un même pied nous aurons une idée de l'importance de la mycotrophie chez les végétaux considérés.

Les mycorrhizes des *Ophioglossaceae*, exception faite de l'*Helmintostachys zeylanica*, affectent 100 % de l'appareil radical.

Chez le *Polystichum Filix mas*, l'ensemble, d'une longueur totale de 7 m, des 76 racines d'un pied, prélevé dans une station où les mycorrhizes sont fréquentes, recèle 90 % d'infection. La proportion diminue chez le *Blechnum spicant* : 1,35 m de racines sur un total de 2,75 m hébergent un endophyte, soit sensiblement 50 %. Le pourcentage n'est plus que de 15 % chez l'*Athyrium Filix femina*, de 10 % environ chez l'*Equisetum maximum*, et il devient nul dans un certain nombre de cas.

Quelques observations prennent à l'issue de notre étude la valeur d'une règle :

— L'immunité de la zone apicale des racines. — Dans le déterminisme de cette immunité nous pensons qu'intervient :

a) La lenteur de la progression du champignon dans les tissus; il forme des pelotons et des arbuscules qui ralentissent sa marche vers de nouveaux tissus.

b) La nature chimique de la membrane des cellules-hôtes : leur richesse en cellulose et leur pauvreté en composés pectiques peuvent constituer un obstacle à la pénétration du mycélium.

c) Une concentration excessive en substances de croissance.

L'antagonisme éventuel entre les auxines et le champignon a été mis en évidence par l'expérience suivante : sur un mélange de terre et de racines broyées nous avons déposé, le 23 avril 1954, des apex isolés de racines mycorrhiziennes d'*Ophioglossum vulgatum*. Deux mois plus tard, ces apex étaient infectés d'une manière normale, livrant à l'observation des ptyosomes et des vésicules jusqu'à proximité des ultimes cellules de la racine.

A la suite de leur isolement, les apex ont laissé diffuser leurs auxines vers le substratum; le champignon a pu alors infecter les fragments de racines appauvris en auxines.

Cette infection de cellules totalement dépourvues de réserves hydrocarbonées permet de penser que la richesse en sucres des racines ne constitue pas une condition nécessaire à la formation des mycorrhizes, bien qu'il se soit agi ici, il est vrai, de fragments d'organes.

L'infection des *Nephrolepis* atteint presque l'apex et la

zone immune est très réduite. Chez les *Hymenophyllum*, elle n'existe pas.

— La stèle présente une immunité constante. — L'infection des tissus profonds, qui a été rapportée à plusieurs reprises chez les Phanérogames, n'a jamais été rencontrée chez les Ptéridophytes : l'endoderme y constitue une barrière infranchissable par l'endophyte.

— Utilisation de l'amidon. — Au sein des cellules infectées, on constate presque toujours une disparition progressive de l'amidon lors de l'extension de l'endophyte; quand celui-ci a été phagocyté, l'hôte reconstitue ses réserves amylacées dans les mêmes cellules.

Chez l'*Osmunda regalis*, l'*Ophioglossum vulgatum*, l'*O. lusitanicum*, nous avons trouvé côte à côte, dans une même cellule, d'ultimes résidus de digestion de l'endophyte et de nombreux grains d'amidon.

— Certaines cellules corticales ne sont jamais envahies. — Les cellules à tanin des racines de *Marattiaceae* ou les cellules à raphides d'oxalate de calcium de celles du *Schizaea fistulosa* demeurent saines au milieu des plages infectées. Ces données confirment l'immunité des cellules à oxalate de calcium ou à tanin, reconnue dans la grande majorité des cas.

— Le champignon retarde la croissance des organes qu'il envahit. — Il retarde donc la croissance des cellules qu'il habite; par suite, lorsque l'infection n'affecte que des cellules corticales toutes situées d'un même côté de la racine, celle-ci apparaît courbée, et la région atteinte est située vers l'intérieur de la courbure.

Le mycélium de l'endophyte serait susceptible d'accentuer une courbure naissante. C'est en examinant des racines arquées que nous avons reconnu beaucoup de mycorrhizes.

— Un certain nombre de Ptéridophytes se révèlent exemptes d'infection mycorrhizienne. — Ce sont surtout — mais non exclusivement — les conditions de l'habitat qui déterminent leur immunité : on ne rencontre généralement pas de mycorrhizes chez les formes qui croissent dans l'eau, ou sur les murs, les rochers, les terrain calcaires.

II. — ÉTUDE DES DIVERS ORGANES DES RHIZOMYCÈTES DES PTÉRIDOPHYTES

Un mycélium filamenteux est la forme la plus constante du champignon des mycorrhizes; mais nous avons aussi rencontré des arbuscules, des ptyosomes, des vésicules, etc...

Les hyphes cheminant à la surface des racines sont de teinte généralement brune; ils pénètrent dans l'hôte en devenant hyalins et il est fréquent qu'aux points de pénétration ils forment des « appressoria ». A l'intérieur des cellules les hyphes présentent parfois un étranglement lors de la traversée des membranes; alors ils empruntent les « pores » qui assurent les communications protoplasmiques.

Souvent, les filaments intracellulaires acquièrent un calibre nettement supérieur à celui qu'ils avaient extérieurement; leur caractère septé ou non dans ce cas n'est pas absolu; fréquemment ils sont aseptés, cependant il arrive qu'à un mycélium externe cloisonné fasse suite un mycélium intracellulaire non septé. L'apparition de cloisons courbes se manifeste dans les cas d'infection ancienne avec début de phagocytose.

Dans quelques cas (*Polystichum*, *Pteridium* entre autres), un mycélium « à boucles » est présent en même temps que les hyphes habituels aseptés (Pl. X, fig. 2).

Le mycélium en cours de progression vers les assises profondes de l'écorce, où se situe généralement son extension, décrit plusieurs fois le périmètre de chaque cellule avant d'aller plus avant.

Nous écartons la possibilité d'un déterminisme mécanique du pelotonnement par l'obstacle que constitueraient les membranes des cellules-hôtes.

Une interprétation du pelotonnement consiste à reconnaître en lui le moyen le plus rationnel de tirer parti au maximum des réserves de l'hôte; on peut aussi y voir une réaction du champignon aux conditions très particulières de milieu dans lequel il se trouve.

BURGEFF [25] apporte un argument en faveur de la première de ces deux hypothèses quand il reconnaît, chez les

Lycopodium, que la longueur totale du ou des pelotons successifs constitués par un seul hyphé en relation avec l'extérieur est nettement hors de proportion avec les possibilités de nutrition du champignon à partir du sol.

L'hypothèse d'une réaction du champignon aux conditions physico-chimiques que lui offre le protoplasme de l'hôte explique que le mycélium des rhizomycètes d'*Orchidaceae* cesse de former des pelotons et progresse en ligne droite si l'embryon qu'il envahit est tué. La progression rectiligne d'un endophyte du type pelotonné s'observe de même dans les cellules mortes de l'écorce des Poivriers (J. DE CORDEMOY [38]).

Nous concluons que la plante-hôte exerce une action indéniable sur le comportement du mycélium. Cette influence est d'ailleurs susceptible d'assurer au champignon une meilleure nutrition. La formation de pelotons par des champignons en culture pure ne permet pas de rendre l'hôte d'une mycorrhize entièrement responsable du déterminisme de ces formations.

Les endophytes des Ptéridophytes présentent fréquemment des arbuscules. On peut dire que rares sont les cas d'espèces que nous avons étudiées qui, pourvues de rhizomycète, manquaient d'arbuscules.

Les *Ophioglossum* semblent être dans ce cas mais, comme le remarquait BURGEFF ([25], p. 177), ce n'est là qu'une illusion due à une disparition rapide de ces productions au profit des ptyosomes qui leur succèdent.

Leur caractère buissonnant a déjà souvent été décrit. L'endophyte de l'*Arum maculatum* cultivé en goutte pendante se ramifie dichotomiquement sur le verre et mime ainsi de véritables arbuscules, d'après MAGROU [92]; ce serait donc un mode de croissance du mycélium indépendant, en partie au moins de l'hôte.

Nous rappellerons l'aspect spécial des arbuscules « coralloïdes » rencontrés chez le *Pteridium aquilinum* et celui des formations aux nombreuses ramifications parallèles, en « faisceau », chez le *Gleichenia pedalis*.

Les arbuscules n'ont qu'une existence éphémère; ils sont très sensibles aux agents chimiques qui, de bonne heure,

rompent les fines membranes de leurs ultimes ramifications, précipitant ainsi leur évolution, normalement progressive, en « pytosomes ».

Nous pensons que, déchirant leur membrane, les terminaisons des arbuscules laissent sourdre leur contenu dans le protoplasme de la cellule-hôte. Les protoplasmes de la Fougère et du Champignon semblent s'interpénétrer comme dans les racines du *Citrus*, où REED et FRÉMONT [117] ont observé le phénomène. La cellule-hôte, par phagocytose, retire de la digestion du protoplasme fongique les substances qui lui sont utiles et elle abandonne un résidu sous la forme de pytosomes. Les pytosomes ne seraient donc pas assimilables par l'hôte.

Les vésicules sont les seuls organes sur lesquels, faute de cultures pures d'endophytes et de fructifications typiques, on a dû se tourner jusqu'à ce jour pour tenter d'accorder une position systématique, sinon un nom, aux champignons endophytes dits « à arbuscules et à vésicules ».

Elles sont fréquentes chez les Ptéridophytes, mais sans position définie : telle fougère présente des vésicules intracellulaires, telle sélaginelle en montre d'intercellulaires, telle *Marattiaceae* offre les deux types à la fois.

Le plus souvent sphériques, elles offrent parfois les formes les plus diverses sans qu'aucune pression des parois de la cellule-hôte puisse les justifier. Leurs dimensions sont en général assez constantes chez l'endophyte d'un hôte déterminé.

Les membranes des vésicules sont généralement minces, à peine plus épaisses que celles des hyphes, mais dans quelques cas elles deviennent très épaisses; ainsi, chez le *Doodia caudata*, une *Polypodiaceae*, la membrane d'une vésicule de 50 μ de diamètre atteint une épaisseur de 7 μ (Pl. IX, fig. 7 et 8); sa ressemblance avec une chlamydospore est alors frappante.

Des opinions diverses sur la signification de ces productions ont été émises : de nombreux auteurs, et notamment BERNARD [9], PEYRONEL [107], considèrent les vésicules comme des organes reproducteurs; GALLAUD [55] les tient pour des organes de réserve banaux; KUSANO [79] leur accorde la valeur de sécrétions.

Nos observations nous autorisent à attribuer aux vésicules un rôle reproducteur, le plus souvent seulement ébauché.

Chez l'*Ophioglossum vulgatum* et chez le *Botrychium lunaria*, les vésicules, communes, de taille rigoureusement constante, multinucléées et riches en réserves, constituent les seuls vestiges vivants de l'endophyte à la suite de la digestion qui survient dans les parties les plus anciennement envahies. Ce sont donc les agents de dissémination du rhizomycète à la mort des racines de l'hôte. Bien que dans ce matériel aucune vésicule ne nous ait montré son contenu divisé, autrement dit qu'aucune d'entre elles n'ait fourni de « spores », nous pensons qu'elles sont susceptibles d'en produire.

GROOM [59], le premier, vit des spores fongiques éparées dans la cellule-hôte des racines de *Thismia* pourvues de vésicules; PEYRONEL [107] en observe dans les vésicules intracellulaires de l'endophyte des racines de Blé, mortes il est vrai; MC LENNAN [89] décrit des « spore-like bodies » chez le *Lolium*; SAMUEL [121] en observa chez l'Avoine, MAGROU [91] dans le *Pellia epiphylla*.

Quelques aspects de vésicules à contenu divisé, dont SKEPPSTEDT [125] a illustré son travail relatif aux mycorrhizes du *Dryopteris Linnaeana*, ne doivent être que des exemples de « durchwachsung » analogues à ceux que nous avons personnellement observés.

Dans le *Nephrolepis exaltata* var. *Rooseveltii* de notre collection, les éléments qui se différencient dans une vésicule sont au nombre d'une trentaine en général (Pl. VII, fig. 5 a et b); nous les considérons comme des spores; il y a concordance entre le nombre de celles-ci et celui des noyaux observés dans les vésicules n'ayant pas encore scindé leur contenu. De forme sphérique ou légèrement ovoïde, d'un diamètre de 6 μ environ, ces spores peuvent être libérées dans la cellule-hôte par rupture de la paroi de la vésicule. Nous avons observé ce phénomène. Il nous permet de comprendre qu'il puisse y avoir des sporanges vides et plissés à côté de vésicules au contenu encore uniformément granuleux.

Diverses autres Ptéridophytes nous ont offert des aspects identiques. Nos figures 5 a et b de la Planche VIII — rela-

tives au rhizomycète du *Pteridium aquilinum* — ne sauraient représenter d'autres organes que des sporanges.

La ressemblance est grande entre nos figures et les figures 18 et 21 de SKEPPSTEDT, et la taille des spores est la même (6 μ). Elles diffèrent de celles vues par PEYRONEL [107] par la forme des corps reproducteurs; d'autre part, nous n'avons pas vu chez le *Nephrolepis* ou chez le *Pteridium* les procès coniques qu'il décrit appartenant à la paroi du sporange et faisant saillie à l'intérieur de celui-ci.

Nous sommes en droit de dire que les vésicules sont des organes de reproduction qui ne parviennent que très rarement à différencier leurs spores. Les travaux de F. et M^{me} MOREAU [100] relatifs à l'action des milieux concentrés sur les oogones des Saprologéniales ont déjà été évoqués par SKEPPSTEDT pour essayer d'expliquer le phénomène d'avortement qui frappe ordinairement les vésicules des champignons endophytes. Le parallélisme peut se soutenir si l'on admet, à la suite de nombreuses recherches sur le mécanisme de la tubérisation des plantes à endophytes, que le rhizomycète est responsable de l'élévation de la pression osmotique du suc cellulaire de l'hôte. De là découleraient, outre une vésiculation fréquente des hyphes, l'avortement quasi général de ces « sporanges » en cours d'évolution et leur dégénérescence grasseuse.

Certaines vésicules de l'endophyte du *Nephrolepis exaltata* var. *Rooseveltii* nous ont offert un aspect bien particulier. A l'intérieur des vésicules appartenant à l'endophyte normal avaient pénétré les hyphes fins d'un rhizomycète secondaire. Ces hyphes avaient produit là, dans les grosses vésicules préexistantes, des vésicules plus petites, gorgées d'huile, de 6 à 8 μ de diamètre, mais parfois de forme irrégulière. Nous étions en présence d'un phénomène comparable à celui décrit par LIHNELL ([86], p. 64 et sa fig. 12 d); cet auteur a observé le pelotonnement et la septation d'hyphes étrangers à l'endophyte usuel de *Juniperus communis* à l'intérieur d'une vésicule appartenant à ce rhizomycète ordinairement seul présent; ainsi s'était constituée une véritable « Knaüel-vesikel » dont les constituants étaient d'origine différente : une vésicule de l'endophyte renfermant des hyphes d'un saprophyte ayant tardivement envahi les tissus du *Juniperus*.

Le terme de « Knaüelvesikeln » a été créé par BUSICH [26] qui l'a appliqué à des organes qu'il a rencontrés dans les tissus des racines de diverses *Asclepiadiaceae*, et qui se présentent comme étant des vésicules colonisées par des hyphes pelotonnés (*). Nous avons déjà eu l'occasion d'évoquer leur présence dans les racines de l'*Hedera Helix* L. Nous les avons retrouvées dans diverses Fougères des genres *Alsophila*, *Anemia*, *Lygodium*, *Aspidium*, et surtout *Nephrolepis*.

Quelques-unes des figures de BUTLER [27] doivent être considérées comme représentant les premiers stades du phénomène de « Durchwachsung » par lequel le pédicelle de la vésicule prolifère à l'intérieur de celle-ci; peu à peu, l'hyphe devenu intravésiculaire poursuit sa croissance aux dépens des réserves de la vésicule, qu'il remplit bientôt. La « Knaüelvesikel » ainsi constituée se présente comme un peloton d'hyphes emprisonné dans une membrane fongique constituée par la paroi de la vésicule initiale. Dans les diverses Knaüelvesikeln que nous avons observées, l'hyphe pelotonné s'était régulièrement septé, prenant alors l'aspect moniliforme.

C'est une telle production que nous avons cru reconnaître dans la figure 19 du mémoire de SKEPPSTEDT, plutôt qu'une véritable sporulation, qu'il a indiscutablement observée ailleurs (ses figures 18 et 21); l'alignement des courts articles de la figure 19, auxquels l'auteur donne la valeur de spores, nous fait bien davantage penser aux éléments d'un filament initial non encore dissociés.

Nous avons observé chez l'*Alsophila australis* la désarticulation de tels chapelets et même la libération dans la cellule-hôte par rupture de la paroi vésiculaire des « gemmes » ainsi produites. L'alignement des éléments intravésiculaires et l'inconstance de leur taille nous font croire à des « gemmes » séparées les unes des autres, plutôt qu'à des spores.

(*) Pour contrôler les dires de BUSICH nous avons étudié les mycorrhizes de diverses *Asclepiadiaceae*, toutes prélevées en serre et au Jardin botanique de Caen. Chez le *Periploca graeca*, le *Ceropegia spatelliformis*, l'*Hoya carnos*a, il y a effectivement un endophyte à arbuscules et à pyosomes intracellulaires, dont les hyphes infectent des plages discontinues de racines, mais nulle part nous n'avons vu de vésicules qu'elles fussent normales ou transformées en Knaüelvesikeln. En outre, l'*Asclepias Cornuti* ne s'est pas révélé mycotrophe,

Très fréquemment, indépendamment d'un endophyte typique, et parfois même en son absence, nous avons rencontré un mycélium richement développé dans les assises les plus externes de la racine. Les hyphes en étaient septés très régulièrement et chacun des articles ainsi délimités se renflait en tonnelet; l'ensemble acquérait alors l'aspect en chapelet des filaments de *Rhizoctonia* en culture pure, formant même parfois par leur abondance un pseudoparenchyme qui occupait toute la cavité cellulaire.

Une aussi commune dualité des formes fongiques se montre favorable aux vues de PEYRONEL [108] qui a fondé sur ce fait sa théorie de la « double-infection ». Pourtant, GALLAUD [55] pense qu'un même champignon peut être tenu pour responsable de la formation pseudoparenchymateuse périphérique et de l'infection typique profonde. Nous ne le croyons pas. Il y a chez les Ptéridophytes, en de nombreux cas, dualité de l'infection, mais nous ne reconnaissons aucun rapport entre les deux rhizomycètes.

Nous estimons qu'à un endophyte producteur de vésicules et d'arbuscules se superpose un autre champignon, un *Rhizoctonia*, formant une association totalement indépendante et nullement complémentaire de la première puisque le second type peut seul exister chez un hôte capable de les héberger tous les deux. D'ailleurs l'isolement du *Rhizoctonia* n'offre qu'assez peu de difficultés (voir plus bas); son obtention en culture pure est beaucoup plus aisée que pour l'endophyte à arbuscules et à vésicules.

BURGEFF [25] appelle « Röhrentüpfeln » des formations coniques, simples ou ramifiées, nées sur les membranes des cellules de la plante-hôte et constituées par des émergences de ces membranes percées en leur axe d'un fin canalicule. Selon BURGEFF, ce seraient là des réactions aux tentatives de pénétration du champignon à travers les membranes de l'hôte; elles pourraient même être induites sous l'influence d'une substance excrétée par le rhizomycète, substance diffusant de cellule en cellule au niveau des ponctuations. Cette hypothèse a été émise à la suite d'observations sur les réactions des cellules du *Gastrodia callosa* sous l'influence du Champignon ([25], p. 183).

Chez les *Vittaria*, POIRAULT [114] y voit de simples formations anatomiques normales des cellules corticales indépendantes de toute infection fongique.

Les « Röhrentüpfeln » sont des productions assez répandues. MANGIN [96] chez les Péronosporées, GALLAUD [55] chez un *Stachys*, JEFFREY [71] chez le *Botrychium* en ont fait mention sous des noms divers. Le *Closterium Ehrenbergii*, selon DANGEARD [43], s'oppose à l'infection des Chytridiales en produisant de semblables formations aux points d'attaque des parasites.

Des Ptéridophytes à mycorrhizes, telles que plusieurs *Cyatheaceae*, diverses *Polypodiaceae*, en possèdent, mais les prothalles de *Phyllitis scolopendrium*, des racines de *Vittaria*, d'*Equisetum*, et même des pétioles d'*Angiopteris* (LUERSEN [88-89]), non mycotrophes, en montrent également. Nous-même avons rencontré de tels « procès coniques » sur la face interne de la paroi des vésicules de l'endophyte du *Doodia caudata* (Pl. IX, fig. 7 et 8). La même observation avait été faite par PEYRONEL [107] dans les sporanges de l'endophyte des racines de Blé.

Nous avons fait agir quelques colorants de membrane sur des coupes de racines renfermant des « Röhrentüpfeln ». Comme les membranes, ils sont insensibles à l'action de l'acide sulfurique concentré à froid. La membrane cellulaire est constituée d'une lamelle moyenne pectique séparant deux lamelles pecto-cellulosiques; les colorants des Röhrentüpfeln ne révèlent pas une constitution différente de ces organes, mais il semble bien que la lamelle moyenne hypertrophiée doive entrer pour une grande partie dans leur constitution.

Il nous est arrivé d'observer un lien indiscutable entre l'endophyte et les Röhrentüpfeln (Pl. VIII, fig. 7, et Pl. IX, fig. 4). Le fin canalicule axial de ceux-ci est parcouru parfois par un hyphe qui, perforant leur sommet, fait saillie dans la cavité cellulaire et poursuit sa croissance, débarrassée de toute gaine membranaire. Chez le *Pteridium aquilinum* nous avons vu l'extrémité d'un filament envahir une ponctuation, comme pour pénétrer dans la cellule voisine, mais, à ce niveau, la lamelle externe de la membrane de la cellule-hôte avait différencié une gaine qui, recouvrant la fine extrémité

d'hyphe introduite dans la ponctuation, empêchait toute croissance ultérieure dans cette direction et contraignait le filament à reprendre sa progression vers l'intérieur de la première cellule (Pl. VIII, fig. 7). Cette observation confirme celle de BURGEFF chez le *Lycopodium complanatum* ([25], p. 170).

De tels faits nous conduisent à admettre que, dans quelques cas au moins, la différenciation des « Röhrentüpfeln » est liée à une action de l'endophyte. Les gaines qui recouvrent les hyphes au fur et à mesure de leur croissance et qui tirent leur origine des parois des cellules-hôtes, chez des *Cyatheaceae* par exemple (voir ci-dessus p. 51 et Pl. VI, fig. 4 a et b), confirment cette interprétation.

Nous arrivons donc à la conclusion suivante : les Röhrentüpfeln sont de deux sortes : les uns sont de simples productions des membranes de l'hôte, leur formation ne nécessite nullement l'existence de mycorrhizes ; ils peuvent même se former sur les organes de l'endophyte lui-même ; d'autres sont sans aucun doute en rapport avec la présence du rhizomycète, et constituent alors des formes de réaction s'opposant à la pénétration du champignon.

III. — CLASSIFICATION DES MYCORRHIZES DES PTÉRIDOPHYTES

GALLAUD [55] a distingué dans l'ensemble des mycorrhizes quelques « séries » bien distinctes. Mais les variantes de l'aspect de l'endophyte et la grande importance qu'il est logique d'accorder au mode de digestion du champignon par l'hôte nous font préférer la classification plus moderne de BURGEFF [25] complétée par M^{lle} STAHL [128].

Les divers types se rencontrent chez les Ptéridophytes. Nous retrouvons en effet :

— Le type « thamniscophage » chez les *Ophioglossaceae*, les *Marattiaceae*, les *Cyatheaceae*, de nombreuses *Polypodiaceae*, les *Selaginellaceae* (caractérisé par la digestion des arbuscules).

— Le type « thamnisco-physalidophage » (où, à la digestion des arbuscules, se joint une lyse des vésicules dont le contenu se déverse dans le protoplasme de la cellule-hôte) chez les *Nephrolepis* (*Polypodiaceae*).

— Le type « tolypophage » (chez lequel la phagocytose atteint directement les hyphes pelotonnés, déterminant la formation de « masses » volumineuses) chez les *Osmundaceae*, les *Schizaeaceae*, les *Gleicheniaceae*, le genre *Trichomanes*, et même chez les *Psilotaceae* que nous ne pensons pas devoir maintenir dans un groupe « tolypothamniscophage » spécial comme l'a fait BURGEFF [25].

— Le type « ptyophage » (caractérisé par l'hypertrophie et l'éclatement des hyphes), chez quelques *Polypodiaceae* (*Blechnum* par exemple) et chez les *Hymenophyllum* (qu'un pelotonnement dense pourrait faire placer à tort parmi les plantes à mycorrhizes du type « tolypophage »).

— Les types « nécro, chylo et nécrochylophages » chez divers *Lycopodium* (le contenu des hyphes passant dans la cellule hôte par « guttation » et entraînant parfois la mort des cellules-hôtes).

La forme constante de tel type de mycorrhizes chez telle famille de Ptéridophytes, en dépit de stations géographique-ment distantes ou de substratums variés, invite à se demander quel est le déterminisme du caractère de l'infection.

Est-ce la plante-hôte qui impose une forme déterminée au champignon ?

D'après certains auteurs, le milieu intracellulaire réalise les conditions physico-chimiques particulières qui peuvent modifier les divers types de croissance d'endophytes appartenant à des espèces variées, en leur donnant un air de parenté. Nous pensons que le milieu intracellulaire n'altère que faiblement le mode de croissance normal du champignon.

Remarquons en effet que les champignons endophytes des *Orchidaceae* produisent des pelotons en culture pure malgré leur isolement, que celui de l'*Arum maculatum* forme des arbuscules en cellule de Van Tieghem, et que certains champignons du sol, cultivés sur un milieu nutritif pauvre en sucre, développent d'abondants pelotons à la surface du milieu de culture. De même, chez le *Polystichum Filix mas*, chez divers *Nephrolepis*, et dans quelques cas chez le *Selaginella Kraussiana*, les rhizomycètes du type « phycomycétoïde » possèdent, à l'extérieur des racines comme à l'inté-

rieur, un diamètre irrégulier et ils constituent dans les deux cas des vésicules identiques.

D'autre part, des *Solanum* dont l'endophyte diffère normalement de celui des *Bellis*, montrent, quand on les cultive sur de la terre prise au pied de *Bellis*, l'infection caractéristique de ces Composées; le champignon conserve donc les caractères qu'il revêt chez le *Bellis*, son hôte normal, bien qu'il infecte une plante-hôte inhabituelle, qui héberge ordinairement un autre type d'endophyte (MAGROU, DOUCHEZ et SEGRETAIN [93]).

L'existence d'un même chimisme chez les végétaux rangés par les systématiciens dans un même groupe pourrait expliquer l'attraction des mêmes champignons par des plantes voisines dans la classification; cette attraction serait « élective », selon l'expression de N. BERNARD ([10], p. 187). Nos observations sur les Ptéridophytes sont en accord avec ces vues. Les *Ophioglossaceae* ou les *Lycopodiaceae*, parmi d'autres, ne sauraient habituellement créer une nouvelle station sans que leur endophyte les accompagne.

Les racines du *Polystichum Filix mas* et de l'*Hedera Helix* enchevêtrées dans une même station présentent, en dépit de leur voisinage, des associations mycorrhiziennes de types différents : les gros troncs responsables de l'infection du Lierre ne pénètrent pas dans les racines de la Fougère sur lesquelles, pourtant, ils cheminent, et réciproquement. De même, le *Polypodium vulgare* croissant dans une station riche en plantes mycotrophes ne contracte pas d'association.

De tels faits conduisent à penser que l'hôte possède le pouvoir de choisir un endophyte parmi les nombreuses espèces fongiques du sol; il y a une « immunité sélective » et c'est la méconnaissance de cette notion qui a pu laisser croire pendant longtemps que la plante-hôte imposait une même forme à un grand nombre de champignons du sol.

Cependant, la coexistence de deux types d'endophytes dans les racines d'une même plante incite à se montrer prudent dans cette question de « sélection ».

Dans les cas de symbiose accidentelle, il est plus raisonnable de penser que le mycélium d'espèces fongiques diverses, choisies dans la riche rhizosphère des lieux humiques, peut

constituer avec une même plante des associations aux caractères identiques.

Les aspects différents que présentent deux champignons dans une même racine, parfois même dans deux cellules contiguës, plaident en faveur d'une forme propre à chacun d'eux en dehors de toute biomorphose profonde imputable à l'hôte.

A l'issue de ces considérations, nous sommes en mesure de conclure que l'hôte, doué d'un pouvoir de sélection, demeure immun à l'égard de maints champignons du sol impuissants à pénétrer dans ses tissus. Toutefois, plusieurs espèces fongiques peuvent demeurer aptes à en infecter les racines (chez les plantes mycotrophes occasionnelles tout au moins); dans des stations parfois très distantes, ces espèces privilégiées, choisies, pourraient infecter la même plante mais en conservant sensiblement leur mode de croissance spécifique, tout au plus altéré par le milieu particulier que constituent les tissus de l'hôte.

IV. — FACTEURS QUI DÉTERMINENT LA MYCOTROPHIE

A. — FACTEURS EXTERNES

Le substratum.

En milieu aquatique, les végétaux sont généralement indemnes d'infection; l'une des explications les plus plausibles qui aient été données de ce fait est l'aération déficiente du milieu liquide, inhibant la croissance des champignons, ou tout au moins la réduisant. Une Hydroptéridale que nous avons cultivée sur la terre ferme, le *Marsilea quadrifolia*, nous a présenté une mycotrophie positive.

L'apport de substances organiques à de jeunes sujets de pépinières détermine la formation de mycorrhizes; ceci explique l'absence de telles formations chez les Ptéridophytes que nous avons prélevées dans un sol épuisé.

La présence d'humus, pour importante qu'elle soit, ne suffit pas à l'établissement d'un complexe, puisque l'examen des parties de tiges enterrées ne révèle aucune mycotrophie en dépit d'une décoloration complète; elle n'est pas non plus

nécessaire car les travaux de HESSELMAN [64] et de GUNNAR ANDERSON [60] nous font connaître des mycorrhizes chez des plantes des régions polaires.

L'humidité.

Outre le facteur « substratum » ci-dessus évoqué, l'excès d'humidité empêche la formation de mycorrhizes. STAHL [127] souligne la transpiration active des végétaux non mycorrhiziens; un intense courant de sève assurerait l'absorption continue et importante des éléments solubles du sol, rendant inutile le concours d'un agent d'absorption, en l'occurrence le champignon.

Cette vue de STAHL, qui assure un rôle essentiel au rhizomycète dans l'absorption, nous paraît excessive; la pauvreté du milieu humide en espèces fongiques suffit à expliquer la carence de mycorrhizes.

L'éclairement.

Certains auteurs ont pensé qu'une intensité lumineuse élevée favorisait la formation de mycorrhizes, entre autres PEYRONEL [110].

D'après PEYRONEL, la végétation des sous-bois les plus aisément pénétrés par les rayons solaires livre une forte proportion de plantes mycotrophes, et celles-ci sont également nombreuses dans les prairies. Les Ptéridophytes les plus constamment infectées sont, de même, celles dont l'habitat est le plus ensoleillé (toutes les autres conditions de formation des mycorrhizes restant réalisées); citons : les *Ophioglossum*, les *Botrychium*, les *Polypodiaceae* des lisières des bois, les *Pteridium* des landes, les *Lycopodium* des pelouses montagnardes ensoleillées.

Les trois facteurs : substratum, lumière et humidité, doivent intervenir à la fois dans le déterminisme de la formation des mycorrhizes.

En principe, en l'absence d'humus, il ne se forme pas de mycorrhizes chez les Ptéridophytes à symbiose inconstante; le rôle inhibiteur de l'humidité dans la création d'un complexe s'estompe lorsque le substratum est riche en humus; d'autre part, une diminution de la richesse du sol en substances organiques est en partie compensée par une lumière intense.

Le tableau suivant réunit quelques-unes de nos observations à ce sujet. (Nous avons placé d'autant plus de croix (+) dans les colonnes que le facteur étudié est plus fortement représenté. L'absence de croix est une négation. Dans la colonne Mycotrophie, l'existence d'un complexe est signalée par un signe +, l'absence de mycorrhizes correspond aux signes —.)

FOUGÈRES ÉTUDIÉES	STATIONS DIVERSES	DATES	HUMUS	LUMIÈRE	HUMIDITÉ	MYCOTROPHIE
<i>Asplenium adiantum-nigrum</i>	Mouen	3-5-53	+	+	+++	—
	Dives	16-8-53	+++	++	+++	+
<i>Asplenium ruta-muraria</i>	Mutrécý ...	26-5-53		+++		—
	Caen.	1-8-53	+	+	+++	—
	Dives	1-11-53		+	+	—
<i>Pteridium aquilinum</i> ..	Dives	25-12-52	+++	++	++	+++
	Mouen	3-5-53	+	+++	+	+
	Caen	26-5-53		+++		—
	Villers	2-7-53	++	+++	+	++
	Yaoundé ..	29-12-53	?	+++	++++	++
<i>Polystichum Filix mas</i>	St-Germain-le-Vasson.	20-3-53		++++	++	+
	Mutrécý ...	20-3-53		+++	+	—
	Dives	1-11-53	+++	++	+	+++
	Glos	6-54	++	+++		++

Le pH du sol.

Les champignons croissent particulièrement bien dans des limites de pH situées aux environs de la neutralité, avec une préférence pour les milieux légèrement acides. La terre, suivant son pH, favorise ou non l'existence d'une riche population fongique. Le pH du suc cellulaire est fonction du métabolisme propre de l'hôte. Les combinaisons de ces valeurs de pH peuvent expliquer l'abondance des plantes à mycorrhizes de certaines stations.

LOHMANN [87] a pensé que les divers aspects pris par les mycorrhizes (complexes péritrophes, ectotrophes, ectendo-

trophes, endotrophes) correspondraient à autant de zones de valeurs de pH du sol. Personnellement, nous ne croyons pas que le pH soit un facteur déterminant du type d'infection car l'examen de plantes croissant sur une petite parcelle de bois dans un sol de pH assez peu variable (aux environs de 6,5) nous a montré des types variés de mycorrhizes. Si l'hypothèse de LOHMANN est exacte, elle ne pourrait s'appliquer qu'aux pH de la rhizosphère interne des racines de l'hôte, modifié par les exsudats racinaires et par les produits du métabolisme du champignon.

Conclusions.

L'ensemble des facteurs externes favorables à la formation des mycorrhizes coïncide parfois avec l'aire de répartition de la plante-hôte. Mais, dans de nombreux cas, la plante-hôte a des possibilités d'adaptation beaucoup plus larges que celles, assez précises, favorables au développement des mycorrhizes.

Certains auteurs estiment que la mycorrhize se forme çà et là, dans des stations privilégiées, parce que le « champignon est là ». Cette manière de voir n'est admissible que dans les cas de symbiose accidentelle.

Pour les mycorrhizes constantes, les facteurs internes semblent jouer un rôle prépondérant car, chez les *Ophioglossaceae*, les *Lycopodiaceae*, les *Psilotaceae*, pendant tout le cycle de développement, et chez certaines autres Ptéridophytes pendant une plus ou moins grande partie de leur vie, l'ensemble des facteurs internes conditionne généralement la répartition géographique du végétal, les facteurs externes n'intervenant qu'indirectement.

B. — FACTEURS INTERNES

La membrane de l'hôte.

Noël BERNARD ([10], p. 189) se refuse à admettre que l'immunité puisse être expliquée par la résistance mécanique qu'oppose la membrane à l'infection fongique; divers auteurs avaient suggéré qu'une « ouverture naturelle », une blessure, était nécessaire pour la pénétration du champignon (la brisure d'un poil par exemple).

Chez les Ptéridophytes, en général, les hyphes entrent dans la plante aussi aisément par les poils dont ils perforent la paroi qu'à travers la membrane de toute autre cellule de l'assise périphérique; pourtant quelques cas d'immunité de *Polypodiaceae* croissant dans des sols très riches en champignons pourraient être rapportées aux bandes spirales qui renforcent les membranes cellulaires.

La nature de l'organe envisagé.

Nous avons déjà évoqué la non-infection des rhizomes d'*Ophioglossaceae* et d'*Hymenophyllaceae*, de même que celle des stolons émis par les *Nephrolepis*; cependant ceux-ci hébergent constamment un endophyte dans leurs racines.

L'absence de tout caractère anatomique particulier de l'écorce des rhizomes nous oblige à rechercher parmi les facteurs humoraux la cause de cette immunité, comme dans le cas des tubercules des Ophrydées.

La constance de l'infection de la « racine-mère » des *Ophioglossaceae* (le rhizome des anciens auteurs, tel DURIEU DE MAISONNEUVE [47]) nous permet de fixer sa véritable nature : le rhizome typique est vertical, toujours immun, la racine typique est, elle, horizontale, toujours infectée, comme la racine-mère; donc celle-ci est de nature radicale et non caulinaire; c'est par des bourgeons adventifs nés sur elle qu'elle assure la multiplication végétative de la plante. L'étude des mycorrhizes fournit ainsi la solution d'un problème évoqué par CAILLEAU [28].

Toutefois, la généralisation du phénomène d'immunité des rhizomes ne paraît pas possible; quelques exceptions sont à signaler. Nous savons par exemple que les rhizomes des *Trichomanes* de la section *Hemiphlebium*, d'une part, ceux des *Psilotaceae*, d'autre part, nous fournissent des résultats différents; malgré l'absence de racines, les rhizomes de ces *Trichomanes* particuliers demeurent immuns; les *Psilotaceae*, par contre, ont une griffe souterraine abondamment infectée. Nous concluons en disant que l'immunité des rhizomes est habituelle mais non absolue.

Les parties chlorophylliennes, l'appareil végétatif aérien, ou les racines qui croissent accidentellement à la lumière, sont régulièrement indemnes d'endophyte. C'est ainsi que

les rhizophores des Sélaginelles ne sont pas mycotrophes, alors que les ramifications dichotomes de leur base, enfoncées dans le sol, contractent une association mycorrhizienne.

Les exsudats racinaires.

On a mis en évidence chez les Plantes Supérieures la production d'enzymes ou de substances toxiques par l'appareil radical.

Chez les Ptéridophytes, seul KOUPREVITCH [76] a étudié des exsudats de racines (chez le *Pteridium aquilinum*) et il a remarqué que les racines associées à des champignons se distinguaient par une plus grande activité des ferments sécrétés, surtout dans le cas des plantes à mycorrhizes endotrophes (comme il en existe chez le *P. aquilinum*).

Nous pensons que l'immunité de certaines Ptéridophytes croissant parmi d'autres plantes fortement mycorrhizées, ainsi que la sélection des champignons de la rhizosphère par les végétaux en présence, pourraient être attribuées, soit à l'action antifongique d'exsudats racinaires, soit à une déficience dans leur sécrétion, soit enfin à une certaine spécificité vis-à-vis des espèces fongiques.

L'observation suivante, entre autres, confirme cette manière de voir : un *Aspidium aculeatum*, croissant dans un sol à très riche flore fongique s'est révélé mycotrophe, alors que les racines d'un *Phyllitis scolopendrium* enchevêtrées dans celles de l'*Aspidium* sont demeurées indemnes d'infection; les filaments mycéliens ne parvenaient que rarement à cheminer au contact des racines de la Scolopendre, alors que certains d'entre eux envahissaient l'*Aspidium* après avoir formé un réseau lâche à la surface de ses racines.

La teneur en auxines des racines.

M^{lle} BECKER et L. GUYOT [4] ont signalé que des rapprochements étaient possibles entre les exsudats racinaires et les substances de croissance. Cette remarque nous invite à voir dans la teneur en auxines des racines un nouveau facteur susceptible d'influer sur les possibilités de formation des mycorrhizes.

Nous avons été frappé du parallélisme qui existe entre la teneur en auxines des racines d'une part et l'infection mycor-

rhizienne d'autre part. Nous pouvons en effet rapprocher les faits suivants :

a) A l'immunité des méristèmes radiculaires correspond une teneur particulière en auxines.

b) Aux plantes transpirant abondamment (STAHL [127]), on peut attribuer un courant auxinique élevé (HITCHCOCK et ZIMMERMAN [65]).

c) Au lent développement des organes mycorrhizés (gamétophytes d'*Ophioglossum*, de *Lycopodium*, jeunes sporophytes des *Ophioglossaceae*, plantules d'*Orchidaceae* par exemple) correspond une déficience en substances de croissance.

d) A la répartition des endophytes le long des racines se superpose sensiblement celle des auxines dont la concentration diminue de l'apex vers la base de la racine (PILET [112]).

Une telle concordance permet de conclure que, même si d'autres facteurs interviennent, le champignon endophyte semble respecter les portions riches en auxines.

Une région ou un organe pauvres en auxines peuvent être colonisés par un champignon; là où se rencontrent des proportions élevées d'auxines, s'il produit lui-même de telles substances, le champignon se trouve bientôt placé en présence de doses incompatibles avec les possibilités de développement. On sait également que l'enrichissement en substances de croissance entraîne l'arrêt du développement d'une racine et déclenche la formation prématurée de racines latérales (JOST et REISS [73]).

En l'absence de symbiose, les germinations de graines d'*Orchidaceae* et le développement des jeunes gamétophytes de *Lycopodium* requièrent la présence de certaines substances de croissance. On accorde au champignon le rôle de pourvoyeur en telles substances, directement ou indirectement (MARIAT [97]) et c'est en formulant la même hypothèse que SCHOPFER [118] tente d'expliquer les caprices du développement des protonémas en caulonémas.

Dans les cas de symbiose constante, une concentration optimale de substance nécessaire à la croissance de l'hôte est peut-être assurée par le champignon; on peut alors supposer que la phagocytose, qui limite l'extension de l'endophyte, est en rapport avec le taux élevé de substances de croissance,

qui atteint des proportions toxiques. L'antagonisme qui paraît exister entre l'infestation fongique et les teneurs élevées des tissus en auxines autorise cette manière de voir.

Nous partageons l'opinion de Miss RAYNER ([116], p. 178), qui assimile l'infection mycorrhizienne à un phénomène réciproque mettant en jeu l'action du champignon d'une part, les réactions de la cellule-hôte d'autre part.

V. — ÉVOLUTION ANNUELLE DU COMPLEXE MYCORRHIZIEN

Les données relatives à l'évolution du complexe mycorrhizien au cours de l'année, chez les Phanérogames, confirment qu'à une phase d'infection automnale succède une période de digestion hivernale qui ne prend fin qu'au cours du printemps, assurant à la plante une période d'immunité estivale.

Un seul travail a été effectué dans ce sens chez les Ptéridophytes par STARK [129] chez l'*Angiopteris evecta*. Nous n'avons pas pu prendre connaissance de ses résultats. Nous avons étudié nous-même l'évolution annuelle de quatre Fougères.

Durant toute une année, des échantillons de *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, de *Polystichum Filix mas* Roth et de *Blechnum spicant* (L.) Wither., ces trois espèces indigènes en Normandie, ont été récoltés fréquemment dans leurs stations naturelles.

D'autre part, chaque mois, nous avons prélevé des racines sur des exemplaires de deux de ces Fougères (*P. Filix mas* et *B. spicant*) maintenues pendant la même année en serre tempérée, afin d'étudier l'influence éventuelle d'une température constante sur l'évolution du complexe mycorrhizien.

Enfin, nous avons prélevé à intervalles réguliers des racines de *Nephrolepis exalta* (L.) Schott var. *Roosevelti* Hort. sur des sujets croissant dans les serres de la ville de Caen.

Les résultats de nos observations se trouvent résumés dans les tableaux commentés ci-après.

Dans ces tableaux :

— Le nombre de croix (+) est proportionnel à l'intensité

du phénomène considéré (infection, formation de vésicules par l'endophyte, limitation).

— Le défaut de signe (+) est une négation.

TABLEAU I

EVOLUTION ANNUELLE DU COMPLEXE MYCORRHIZIEN CHEZ DES FOUGÈRES NORMANDES MAINTENUES DANS LEURS STATIONS.

DATES DES OBSERVATIONS	DIVERS STADES DE L'ÉVOLUTION DES COMPLEXES			
	INFECTION EXTENSION	LIMITATION DE L'ENDOPHYTE	FORMATION DE VÉSICULES	IMMUNITÉ ESTIVALE
<i>Polystichum Filix mas :</i>				
30-11-1952	++			
25-12-1952	+	+	+	
12- 3-1953	++	++	++	
7- 4-1953		+++	+	
3- 5-1953		+++		
19- 5-1953		++++		
1- 7-1953		+++	++	
10- 7-1953		+++	+++	+
13- 7-1953		++++		+
29- 7-1953		++++		+
5- 8-1953				+
16- 8-1953				+
5- 9-1953				+
15-10-1953	++			
1-11-1953	++			
16-11-1953	+++			
<i>Blechnum spicant :</i>				
30-11-1952		++	++	
25-12-1952		++	++	
23- 2-1953		++	+++	
12- 3-1953		+++		
20- 3-1953		+++	+++	
20- 5-1953		++++	+++	
28- 5-1953		++++		+
8- 7-1953		++++	+	+
23- 8-1953	++			
5- 9-1953	+++			

TABLEAU I (suite)

DATES DES OBSERVATIONS	DIVERS STADES DE L'ÉVOLUTION DES COMPLEXES			
	INFECTION EXTENSION	LIMITATION DE L'ENDOPHYTE	FORMATION DE VÉSICULES	IMMUNITÉ ESTIVALE
<i>Pteridium aquilinum</i>				
15-10-1952	+++	+		
30-11-1952	+++	+		
25-12-1952		++	+	
28- 1-1953	++	++		
15- 2-1953		++	++	
12- 3-1953		++	++	
7- 4-1953		+++		
3- 5-1953		+++	++	
19- 5-1953		+++		
21- 6-1953		+++	+++	
16- 7-1953				+
29- 7-1953			++	+
16- 8-1953				+
5- 9-1953				+
22- 9-1953	+++			
1-11-1953	+++			

L'évolution des complexes mycorrhiziens chez les trois Fougères est identique au cours de l'année.

L'infection par le Rhizomycète et son extension dans les tissus de l'hôte se produisent surtout entre le mois d'octobre et le mois de janvier. Or, une étude des variations de la richesse de la rhizosphère a montré à NIETHAMMER [106] d'une part, et à KRZEMIENIEWSKA et BADURA [77] d'autre part (*), que la mycoflore du sol, pauvre de janvier à mars, connaît une richesse maximum en octobre et novembre.

La période de digestion du champignon par l'hôte coïncide avec la période de la reprise de la végétation (janvier à juin).

(*) En ce qui concerne les *Mucoraceae*, ces auteurs ont écrit : « *Mucoraceae* reached maximum of their development in autumn months » (p. 585),

Les vésicules sont de plus en plus nombreuses au fur et à mesure que progresse la digestion.

La période estivale (juillet à septembre) correspond à une période d'immunité passagère.

Nous déduisons de ces remarques que :

a) Les saisons doivent avoir une grande influence sur le rhizomycète, par l'intermédiaire de la plante-hôte dont elles règlent l'activité.

b) D'autre part, il semble régner un équilibre continuuel entre le développement de la Ptéridophyte et l'évolution du Champignon; aux phases d'extension et de digestion du Rhizomycète correspondent en effet des phases de repos et d'activité de la Fougère. Nous pensons pouvoir rapprocher de ces phénomènes l'évolution des réserves de l'hôte, surtout abondantes aux périodes d'extension du champignon, et dont la raréfaction, à la reprise de la végétation, précipite la perte du champignon déjà en cours de phagocytose.

c) Les variations du nombre des vésicules et le fait qu'elles se vident de leur contenu en même temps que la digestion s'achève, permettent d'envisager deux possibilités :

— Les vésicules, organes reproducteurs du champignon, assurent sa conservation dans le sol par leur contenu divisé ou non;

— Ou bien ces ampoules, simples organes de réserve du champignon, sont vouées à devenir, tôt ou tard, la proie du champignon.

Nous avons envisagé ces deux possibilités lorsque nous avons étudié les vésicules (ci-dessus, p. 98). Nous considérons la première comme plausible, mais néanmoins nous ne nous refusons pas à admettre que le contenu vésiculaire non divisé puisse constituer un matériel de réserves susceptible d'être repris par le champignon affamé ou consommé par l'hôte détruisant son associé.

d) La symbiose n'est pas continue puisque l'été marque une période d'immunité passagère; il n'est pas inutile de rappeler la coïncidence de cette période et celle au cours de laquelle fructifient le plus souvent les Ptéridophytes. Nous avons déjà signalé [13] le parallélisme qui existe entre la destruction massive de l'endophyte et la floraison chez diverses Phanérogames,

Des *Psilotum* asymbiotiques cultivés durant de nombreuses années dans les serres du Muséum de Paris n'ont jamais fructifié, en dépit d'un appareil végétatif abondant qui témoignait de leur vigueur. L'état asymbiotique de tels *Psilotum* ne semble pas différer de celui de Fougères en période d'immunité estivale; la plante supérieure ne retirerait-elle pas de la digestion du champignon quelque substance née du métabolisme fongique et qui serait indispensable à la formation des organes reproducteurs ?

En tous cas, un des résultats de la digestion de l'endophyte est de mettre fin au prélèvement d'une partie des hydrates de carbone de l'hôte par son associé et peut-être de modifier par là le rapport $\frac{\text{hydrates de carbone}}{\text{azote}}$ de la plante.

TABLEAU II

EVOLUTION ANNUELLE DU COMPLEXE MYCORRHIZIEN CHEZ UNE FOUGÈRE EXOTIQUE CROISSANT EN SERRE TEMPÉRÉE : *Nephrolepis exaltata* VAR. *Rooseveltii*.

DATES DES OBSERVATIONS	DIVERS STADES DE L'ÉVOLUTION DES COMPLEXES			
	INFECTION EXTENSION	LIMITATION DE L'ENDOPHYTE	FORMATION DE VÉSICULES	CONTENU DE CES ORGANES
15- 3-1954	+++	+	+++	Uniforme
30- 3-1954	+++	+	++	Uniforme
21- 4-1954	++++	+	+++	Pleines ou vides
10- 5-1954	++++	++	+++	Spores
14- 5-1954	+++	++	++++	Spores
30- 5-1954	+++		+++	Uniforme
29- 6-1954	++	+	++	Uniforme
15- 8-1954	++		++	Pleines ou vides
6- 9-1954	++	+	++	
30- 9-1954	+++			
15-11-1954	+++			
30- 1-1955	+++			
15- 2-1955			++	Uniforme
28- 2-1955	+		+++	Uniforme
15- 3-1955	+		++	Uniforme
			++	Uniforme

(Les signes (+) utilisés ont la même valeur que dans le cas du tableau I, ci-dessus, p. 115).

Nous ne retrouvons plus dans ce tableau les périodes bien distinctes d'infection, d'extension, de digestion de l'endophyte, comme cela était le cas chez les trois Fougères du tableau I.

Ici, les hyphes sains demeurent abondants pendant presque toute l'année; la digestion reste toujours discrète et la production de vésicules est intense et ininterrompue. Nous pensons que cette semi-uniformité d'aspect du complexe tout au cours de l'année est la conséquence de la vie en serre chaude. Les *Nephrolepis* ne connaissent pratiquement pas la période de vie ralentie que, dès l'automne et jusqu'au printemps, montrent sous nos climats les *Pteridium*, *Polystichum* et *Blechnum*.

La présence de nombreuses vésicules dans les cellules-hôtes alors que le mycélium n'est aucunement affecté par la phagocytose (ainsi qu'en témoignent nos observations des 30 mai 1954 et 30 janvier 1955) achève de nous convaincre sur ce point.

Des pieds de *Blechnum spicant* et de *Polystichum Filix mas* prélevés avec une motte de terre dans le bois où ils croissaient ont été placés en serre tempérée le 20 septembre 1953. Nous avons examiné quelques racines à intervalles réguliers, à partir du 1^{er} janvier suivant.

Ces racines, choisies parmi les dernières formées, nous ont montré un aspect de l'infection assez constant : de rares hyphes sains se rencontraient parmi les plages en voie de phagocytose. L'infection, présente tout au cours de l'année, restait limitée par une digestion permanente. Cette stabilité du complexe nous paraît être là encore en rapport avec l'activité végétative ininterrompue de la plante.

Nous connaissions l'hétérogénéité du cycle annuel du complexe chez les Fougères dans leurs stations naturelles d'une part (tableau I), l'uniformité d'aspect des mycorrhizes chez une Fougère de serre d'autre part (tableau II), nous pouvons désormais, à la lumière de nos derniers résultats, faire le rapprochement entre ces deux séries d'observations en rendant les variations saisonnières — dont nous ne faisons que supposer l'influence plus haut — responsables des modi-

fications d'aspect du complexe par l'intermédiaire de la plante-hôte.

VI. — L'ÉVOLUTION DES PTÉRIDOPHYTES EN RAPPORT AVEC LA SYMBIOSE

Notre étude des Ptéridophytes nous permet de croire, avec BURGEFF ([25], p. 159), à l'antiquité des phénomènes de symbiose.

Ecartons les familles de Ptéridophytes qui — en dépit d'attaches anciennes — occupent des habitats impropres à l'établissement d'associations mycorrhiziennes : les *Parke-riaceae*, les *Marsileaceae*, les *Salviniaceae* et la plupart des *Equisetaceae* et des *Isoetaceae*.

Un certain nombre d'autres Ptéridophytes se sont libérées de la symbiose mais peuvent, accidentellement, former des mycorrhizes : nous dirons que leur état d'évolution les a rendues aptes à mener une vie autotrophe mais que l'infection peut s'y établir à la faveur d'un habitat propice ; ce sont les *Polypodiaceae* et les *Cyatheaceae* d'une part, les *Selaginellaceae* d'autre part

La famille des *Hymenophyllaceae*, au sporophyte de structure simple, aux prothalles parfois réduits, à la symbiose quasi constante chez les sporophytes mais plus discrète chez les gamétophytes, nous conduit à des groupes aux complexes mycorrhiziens plus réguliers.

Nous savons qu'un des plus anciens représentants de la famille des *Osmundaceae*, un fossile, l'*Osmundites Dowkeri*, s'est révélé infecté par un champignon endophyte (SEWARD [123]).

Les *Schizaeaceae* et les *Gleicheniaceae* montrent un endophyte constant, tant chez leurs sporophytes que dans les prothalles. Le gamétophyte filamenteux des *Schizaea* possède, çà et là, des points de fixation au substratum constitués par des cellules sphériques, renflées, pourvues de rhizoïdes, hébergeant un endophyte.

Les mycorrhizes sont également constantes chez les *Marattiaceae* pendant tout le cours de leur développement (exception faite pour les toutes premières racines de la jeune plante).

Dans ces divers groupes, la symbiose est presque aussi parfaite que chez les *Orchidaceae*, dont les mycorrhizes, parfois intermittentes, sont constantes et obligatoires. Il ne manque chez nos dernières Fougères que l'obligation d'une symbiose dès les premiers stades de la germination des spores.

On l'observe chez les *Ophioglossaceae* où les prothalles incolores et tubérisés sont infectés dès les premières divisions de la spore, les sporophytes étant, eux aussi, constamment infectés.

Par l'intermédiaire des *Lycopodiaceae*, chez lesquelles les seuls représentants immuns sont ceux qui croissent dans des stations peu propices à l'établissement d'un complexe, nous passons aux *Psilotaceae*.

L'archaïsme se révèle ici très accusé : c'est une famille relique, et nous y avons confirmé la constance de l'infection des rhizomes; on connaissait celle des prothalles, des gemmes même (agents de la multiplication végétative des gamétophytes de ces végétaux).

Un certain nombre de Phanérogames les plus archaïques (*Araucaria Bidwillii* Hk., *Araucaria imbricata* Pav., *Ginkgo biloba* L., *Welwitschia mirabilis* Hk., *Liriodendron tulipifera* L., etc.) nous montrent quelques cas de symbiose constante et parfois multiple (réunissant plus de deux organismes dans un même complexe chez les *Cycadaceae* par exemple).

Nous attachons une grande importance à la « constance » de ces complexes, caractère témoin d'une haute antiquité, et non « secondairement acquis » à la faveur d'un développement dans des conditions favorables. Il s'observe chez les Psilophytales du Vieux Grès Rouge d'Ecosse (KIDSTON et LANG [75]).

Plusieurs travaux ont rapporté l'existence de mycorrhizes chez des végétaux fossiles, particulièrement chez des plantes à aspect de Fougères des terrains houillers. De plus, FRITEL et VIGUIER [54] en ont décrites chez l'*Equisetum noviodunense*.

Les figures relatives au *Rhynia major* et à l'*Hornea Lignieri* sont incontestablement celles de mycorrhizes que l'on sait rapprocher du type actuel dit « à arbuscules et à vésicules ».

Divers auteurs ont admis que les *Rhynia*, *Hornea*, *Aste-*

roxyton répondaient exactement au schéma de l'archétype des Ptéridophytes tel que se l'imaginait LIGNIER [85], lequel faisait dériver l'ancêtre hypothétique des Ptéridophytes de son « type Prohépatiche ».

TREUB [135], bien avant que soient découverts les restes de Rhynie, avait fondé sur l'évolution des végétaux une théorie qui repose sur l'existence d'un protocorme chez les Lycopodes. Il n'y a pas de doute que les vues de TREUB et de LIGNIER, partagées et élargies par BERNARD (cité *in* MAGROU [94]) qui admettait que « l'apparition de ce protocorme, souche ancestrale du sporophyte des plantes vasculaires est liée à l'invasion précoce de l'embryon par des champignons symbiotiques », ont reçu, le jour de la découverte des Rhyniales, un appui de valeur : végétaux vascularisés les plus simples, porteurs de sporanges, arhizes, mais dont la partie souterraine de certaines d'entre elles est constituée par des cellules tubérisées, conséquence de la présence d'un champignon endophyte.

Nous formulons des réserves quant à l'époque de l'apparition, encore discutée (BECQUEREL [6], HØEG [66]), des premières plantes vasculaires. Mais le parallélisme est frappant entre l'âge des différentes familles de Ptéridophytes et l'état de la symbiose qu'elles présentent; chez les plus anciennes, la symbiose est constante, elle disparaît chez les familles récentes.

Le rôle du champignon des complexes est particulièrement important en ce que, dans les symbioses les plus étroites, il détermine la formation des organes souterrains tubérisés, organes sur l'existence desquels repose une partie de l'explication de l'évolution du règne végétal par certains auteurs.

MAGROU [94] se demandait si la symbiose n'a pas joué un rôle prépondérant dans l'évolution du groupe des *Orchidaceae*. Mais il considère que cette évolution s'est faite dans le sens d'une adaptation de plus en plus étroite à la symbiose; chez les Ptéridophytes, nous sommes amené à conclure qu'elle s'est faite dans le sens d'un relâchement de plus en plus prononcé de la symbiose, avec perte corrélative des caractères qui lui sont liés.

TROISIÈME PARTIE

RAPPORTS ENTRE LES CONSTITUANTS DES COMPLEXES.

ANALYSE ET SYNTHÈSE DES MYCORRHIZES.

I. — INTERRELATIONS ENTRE LES CONSTITUANTS DU COMPLEXE

En 1938, BURGEFF s'exprimait ainsi : « Ein Nutzen für die grüne Pflanzen wird aus dem Bestehen einer solchen Verbindung nicht von vornherein vorausgesetzt » ([25], p. 159). Nous partageons les vues de BURGEFF et nous distinguons, quant à la signification des complexes, les cas qui peuvent être une nécessité de ceux, où, accidentellement créées, les mycorrhizes n'ont pas de signification particulière.

En ce qui concerne les Ptéridophytes sans chlorophylle (condition qui ne se rencontre dans ce groupe qu'au stade gamétophytique), nous croyons à la symbiose obligatoire. Est-ce admettre que la photosynthèse déficiente ou nulle soit suppléée par un champignon pourvoyeur d'hydrates de carbone entre autres substances ? Cette hypothèse, formulée par BOWER [14] et fondée sur l'examen de l'*Ophioglossum simplex* au sporophyte très réduit, ne nous semble pas convenir aux sporophytes mais demeure vraisemblable en ce qui concerne les gamétophytes. Le champignon, chez la plupart des sporophytes infectés, utilise les réserves de l'hôte plutôt qu'il

ne lui en constitue; d'autre part, ses points de contact avec le sol sont trop rares pour qu'il soit apte à y puiser des quantités appréciables de substances nutritives essentielles, tant pour ses propres besoins que pour ceux des cellules-hôtes. Ce serait plutôt par l'apport de facteurs spéciaux, telles les substances de croissance évoquées plus haut, que le champignon s'avérerait indispensable au développement de son hôte.

Dans le cas des Ptéridophytes pourvues de chlorophylle, le champignon retire sans doute un bénéfice de la symbiose éventuelle; pour l'hôte, l'apport hypothétique de substances par son associé fongique ne peut constituer qu'un complément. Pourtant, dans de rares cas, la présence d'un champignon est peut-être la condition *sine qua non* du développement (*).

Chez les Ptéridophytes à symbiose occasionnelle, nous sommes disposé à admettre que la plante-hôte croît « in spite of » (expression employée par WEST [139]) la présence du champignon. L'étude du cycle annuel d'évolution de l'endophyte chez des *Polypodiaceae* à symbiose lâche, occasionnelle, confirme ces vues.

On pense généralement que :

— La plante-hôte fournit au champignon un milieu isolé de la compétition des autres espèces fongiques du sol, ou un milieu dont la teneur en oxygène est faible, ou bien encore des hydrates de carbone;

— Le champignon apporte à la plante-hôte des hydrates de carbone, de l'azote; des sels minéraux, des substances organiques du sol, de l'huile, des facteurs de croissance.

La solution de cet important problème des rapports entre les symbiotes ne pourra être entrevue qu'en réalisant l'isolement des constituants du complexe mycorrhizien et en les recombinaut en un complexe nouveau.

L'examen des Ptéridophytes débarrassées de l'endophyte nous dira si leur croissance, leur port, la nature et l'abon-

(*) Nous avons entretenu des cultures de prothalles d'*Hymenophyllum tunbridgense* et nous avons été frappé par la lenteur de la croissance (déjà soulignée par HOLLOWAY [68] et par STOCKEY [130]) de ces prothalles. Nous avons noté la présence constante d'un champignon au contact des prothalles de l'*H. tunbridgense* mais il ne les pénètre pas.

dance de leurs réserves, etc. en sont pour autant modifiés.

D'une part, le champignon en culture pure pourra recevoir une place dans la systématique des Champignons et son étude physiologique sera d'un grand intérêt pour comprendre le problème des associations mycorrhiziennes.

Nous avons envisagé les possibilités de développement aseptique des gamétophytes ainsi que des sporophytes de l'hôte, et nous avons tenté l'isolement du champignon endophyte.

Par la mise en présence d'une jeune Ptéridophyte non encore infectée et d'un champignon préalablement isolé pourrait être réalisée la synthèse d'un complexe.

De même la culture d'une Fougère habituellement immune sur un substratum favorable à la création de complexes (parce que provenant d'une station où les plantes supérieures sont richement infectées) permet la synthèse de mycorrhizes.

II. — ANALYSE DES COMPLEXES

A. — LA CULTURE PURE DES RHIZOMYCÈTES

Au problème de l'isolement du champignon à partir des racines des plantes mycotrophes, divers chercheurs se sont heurtés. Nombreux sont les résultats positifs relatifs aux mycorrhizes ectotrophes mais, dans le cas des mycorrhizes endotrophes, les succès enregistrés sont beaucoup plus rares.

Le premier isolement fut celui réalisé par Noël BERNARD chez les Orchidées. Aux trois espèces de *Rhizoctonia* reconnues par lui, furent ajoutés plusieurs champignons que BURGEFF plaça avec les trois premiers dans un genre nouveau, le genre *Orcheomyces*.

TERNETZ [133], dès 1907, puis ultérieurement d'autres auteurs ont réussi l'isolement de champignons appartenant au genre *Phoma* à partir des racines de diverses *Ericaceae*, et récemment M^{lle} WOLF [141] a repris l'étude de cette question.

C'est en 1922 que paraissent les premiers résultats des tentatives de MAGROU [90] : il a obtenu à diverses reprises le *Mucor Solani* à partir des coupes de racines de plusieurs espèces de *Solanum*.

L'identification de quelques endophytes a permis à PEYRONEL [109] de tenir certains *Endogone* pour responsables de l'infection des racines de Phanérogames. Cet auteur a réalisé également des cultures pures de *Rhizoctonia* [108].

JONES [72] a observé la croissance d'un mycélium en continuité avec les hyphes intracellulaires des racines de diverses plantes. Malheureusement ces hyphes, après avoir atteint quelques millimètres, dégénéraient.

Les essais les plus nombreux, les plus variés, ont été l'œuvre de MAGROU dont les efforts se sont portés sur l'isolement de l'endophyte de l'*Arum maculatum*; on trouvera dans le traité des Champignons de MOREAU ([102], t. I, p. 349) un résumé complet des expériences qu'il a entreprises.

Des cultures de fragments de racines de *Juniperus* (entre autres plantes) ont fourni à LIHNELL [86] des champignons variés.

A partir de vésicules isolées appartenant à l'endophyte d'un *Abutilon* les essais de culture pure sont demeurés vains (BUTLER [27]).

M^{lle} STAHL [128] a réussi l'analyse de plusieurs complexes chez les Hépatiques.

Les résultats de KUHN [78] relatifs à une Fougère, le *Kaulfussia aesculifolia*, ont été contestés par WEST [139].

Noël BERNARD a séparé un *Fusarium* de fragments de racines d'*Ophioglossum vulgatum* prélevées dans les plates-bandes du Jardin des Plantes de Caen mais il a admis ultérieurement qu'il ne s'agissait vraisemblablement que d'un élément de la microflore du sol [7].

En 1917, WEST [139] a effectué le semis de fragments de racines de *Marattiaceae* préalablement stérilisées, mais il n'a pu observer aucun développement fongique.

Les tentatives les plus sérieuses en ce qui concerne les Ptéridophytes ont été celles de BURGEFF [25]. Cet auteur a essayé d'isoler le champignon endophyte du *Psilotum triquetrum*. En 1935, à la lumière des connaissances récentes sur les vitamines et autres substances essentielles, il a obtenu la croissance d'un champignon sur des coupes stériles de rhizome. Le développement des hyphes était extraordinairement lent et le repiquage fut fatal. BURGEFF a admis une réussite partielle : « An der Identität der auswachsenden

querwandlosen perlschurförmig angeschwollenen Hyphen mit dem *Psilotum*-Endophyten besteht kein Zweifel » ([25], p. 177), écrit-il.

A partir de racines de *Marattia alata*, il a également observé un développement mycélien limité mais très semblable à celui obtenu sur les coupes du *Psilotum triquetrum*.

Pour nos recherches personnelles nous nous sommes inspiré des travaux ci-dessus.

Dispositifs employés.

A. - Des fragments de racines stérilisées superficiellement par le chlorure de chaux à 7,5 p. 100 agissant pendant cinq minutes sont abandonnés :

1° Dans des tubes contenant un peu d'eau stérile,

2° A la surface de milieux solides variés,

3° Au sein de milieux liquides en tubes, dans lesquels ils demeurent suspendus à l'aide d'une baguette de verre traversant le bouchon d'ouate et qui porte à sa partie inférieure un fil fin solidement lié par l'une de ses extrémités, et terminé à l'autre par un nœud coulant, non serré, constituant une boucle dans laquelle on peut introduire le matériel.

L'ensemble tube + milieu + baguette de verre + fil, est stérilisé au préalable.

B. - Avec des instruments stériles, des coupes sont effectuées dans d'autres fragments dont la surface a été stérilisée, et placées dans une goutte d'eau stérile sur une lame préalablement flambée. Un examen rapide au microscope permet de choisir les coupes les plus abondamment infectées.

Ces coupes sont :

1° Soit déposées à la surface d'un milieu de culture solidifié par la gélose,

2° Soit maintenues immergées dans un liquide nutritif à l'aide du dispositif décrit ci-dessus. En soulevant la baguette de verre on peut tirer sur le fil, qui entraîne la coupe hors du milieu de culture et permet de l'examiner aisément à travers la paroi du tube contre laquelle elle s'applique.

3° Soit placées dans une goutte de solution nutritive en cellule de Van Tieghem.

Milieux de culture.

Le milieu de culture a une importance capitale. Le milieu

idéal qu'il conviendrait d'offrir au rhizomycète serait celui qui se rapproche le plus du contenu cellulaire de l'hôte; aussi nous avons largement fait usage de racines de plantes-hôtes broyées et, le plus souvent, nous avons incorporé des substances de croissance au produit obtenu.

Nous avons également utilisé fréquemment des « extraits de terre ». Pour les obtenir nous laissons macérer dans l'eau, pendant vingt-quatre heures, un poids égal de terre prélevée au pied de Ptéridophytes appartenant à l'espèce sur laquelle nous expérimentons. Après décantation et filtration, le liquide était gélifié ou non, stérilisé à 120° pendant dix minutes ou tyndalisé, additionné ou non de sucres divers, de peptone, etc.

Nous indiquons ci-dessous la composition de quelques-uns de nos milieux de culture.

1° Solution minérale de Knop	1.000 g
Glucose massé	10 g
(milieu utilisé sous forme liquide ou gélifié — 16 p. 1000 de gélose).	

2° Eau distillée	1.000 g
Maltea Moser	5 g
Peptone	2 g
Gélose	16 g

3° Eau distillée	750 g
Extrait de terre et de racines broyées de <i>Blechnum spicant</i> , ou de <i>Polystichum Filix mas</i> (3b) ou encore de <i>Castanea vulgaris</i> à mycorrhizes ectotrophes développées (3c)	250 g
Maltea Moser (remplacé parfois par 10 g de levure de bière sèche en poudre (3a)	5 g
Peptone	2,5 g
Gélose	16 g

4° Composition identique au milieu n° 2 mais l'eau distillée est remplacée par un broyat de racines d'*Ophioglossum vulgatum* dont les coiffes ont été enlevées.

5° Extrait de terre prélevée au pied de *Blechnum spicant*, additionnée ou non :

5a) d'acide indol- β -acétique à la concentration de 10^{-4} .

5b) d'amide de l'acide nicotinique à la concentration de 10^{-6} .

5c) de biotine à la concentration de 10^{-6} .

5d) de thiamine à la concentration de 10^{-5} .

6° Extrait de terre de bruyère	1.000 g
Peptone	5 g
Gélose	16 g

Le *Maltea Moser* que nous avons utilisé dans plusieurs milieux contient des éléments actifs et nutritifs de l'orge germée et maltée.

Ptéridophytes étudiées.

Chez les Ptéridophytes, la symbiose mycorrhizienne revêt tantôt un caractère accidentel, tantôt un caractère qui incite à accorder des liens très étroits aux complexes formés. Nous avons pensé que l'analyse du complexe serait plus aisée chez les Fougères à symbiose inconstante; l'associé fongique doit être apte à mener plus aisément une vie saprophytique libre. Dans cet espoir, nous nous sommes adressé à diverses *Poly-podiaceae* (*Blechnum*, *Polystichum*, *Nephrolepis*).

Les nombreux points de contact de l'endophyte avec le sol chez le *Selaginella Kraussiana* nous ont également conduit à tenter son isolement.

D'autre part, la localisation du Champignon dans les assises périphériques de racines des *Hymenophyllum* nous a incité de même à essayer d'isoler cet endophyte constant à partir des racines de l'*Hymenophyllum tunbridgense*.

Enfin nous avons effectué des tentatives répétées d'analyse d'un complexe constant, continu, obligatoire en nous adressant aux racines de l'*Ophioglossum vulgatum*.

1° *Complexes occasionnels.* — Nos essais ont porté sur des racines d'échantillons prélevés en sous-bois. Les racines, lavées à l'eau courante puis à l'eau stérile, ont été coupées en tronçons stérilisés par l'action du chlorure de chaux. Les

fragments ont alors été ensemencés en utilisant les procédés que nous avons indiqués plus haut.

Une première série d'essais mettant en œuvre les techniques A 1, 2, 3, est demeurée vaine. L'élimination de la flore bactérienne de la rhizosphère s'est révélée le plus souvent incomplète par les méthodes de stérilisation superficielle employées. Les colonies de bactéries croissaient vigoureusement et inhibaient tout développement fongique. Nous avons tenté d'augmenter la durée de la stérilisation par le chlorure de chaux ou encore d'employer des solutions d'hypochlorite à 10 ou 15 p. 100; dans tous ces cas aucun développement ne se manifestait plus; nous avons pensé que, dans les tissus, l'endophyte lui-même avait subi l'influence nocive du chlorure de chaux.

Les techniques B 1, 2, 3, nous ont fourni de meilleurs résultats.

Blechnum spicant. — Dans nos essais d'isolement de l'endophyte du *B. spicant* par des méthodes variées nous avons obtenu les résultats consignés dans le tableau ci-contre.

Nous voyons que, dans quelques cas, des débuts de développement fongique ont été enregistrés. Le pelotonnement des hyphes, la formation de vésicules externes semblables aux vésicules intracellulaires, l'impossibilité du repiquage des hyphes stériles obtenus nous incitent à penser qu'il s'agissait bien, à diverses reprises, du rhizomycète principal du *B. spicant*.

Le *Fusarium* qui s'est souvent développé à partir des coupes de racines peut-il être l'endophyte? L'apparition de microconidies sur des cultures où ne s'était alors développé qu'un mycélium pelotonné, à vésicules terminales, en liaison avec les hyphes intracellulaires, en autorise l'hypothèse. Mais l'abondance des *Fusarium* dans le sol a souvent permis de considérer que l'isolement de champignons appartenant à ce genre n'était qu'une conséquence de la stérilisation superficielle imparfaite. Peut-être y a-t-il lieu de modifier cette conception? GOIDANICH [57] n'a-t-il pas reconnu l'aptitude d'un *Fusarium* à constituer des associations mycorrhiziennes endotrophes avec diverses Céréales?

Nous avons plusieurs fois mis en évidence un abondant

MILIEU	TECH- NIQUE	DATE DU SEMIS	DATE DE L'EXAMEN	RÉSULTATS
3	B 2	29-10-1954	12-11-1954	Un mycélium plus fin que l'endophyte normal.
5	B 2			Un début de croissance mycélienne vite arrêtée.
5	B 2			Des hyphes externes brun jaunâtre forment des vésicules.
5	B 2	30-10-1954	21-3-1955	<i>Fusarium</i> sp.
5	B 2	17-11-1954	9-2-1955	<i>Rhizoctonia</i> sp.
3	B 1	30-11-1954	23-3-1955	<i>Rhizoctonia</i> sp.
1	B 1	11-2-1955	23-2-1955	Un mycélium pelotonné de 4 μ de diamètre, à vésicules terminales.
1	B 1	11-2-1955	23-3-1955	Des microconidies du type <i>Fusarium</i> sur les cultures précédentes.
5 b	B 2	12-2-1955	11-3-1955	<i>Fusarium</i> sp.
5	B 3	21-3-1955	23-3-1955	Un mycélium septé en continuité avec un hyphé intracellulaire. Les essais de repiquage ont été vains.

développement de *Rhizoctonia*. Nous avons souligné antérieurement la présence fréquente de cet endophyte secondaire à côté du rhizomycète typique. Cet associé accessoire, localisé dans les assises périphériques du cortex radical, se laisse assez aisément isoler et repiquer. Sa culture en boîte de Pétri sur le milieu n° 1 solidifié par la gélose acquiert l'aspect zoné suivant : au centre le mycélium demeure appliqué sur le substratum; vient ensuite une couronne d'hyphes aériens hyalins d'un aspect duveteux; enfin la périphérie de la culture, très riche en éléments moniliformes se groupant en petits sclérotés, est d'une couleur brun-roux,

Polystichum Filix mas. — Nous avons ensemencé à plusieurs reprises des coupes de racines de *P. Filix mas* en milieu liquide. A partir de 32 semis de coupes très abondamment infectées nous n'avons obtenu que 6 cas de développement fongique, à rapporter aux 3 observations ci-dessous :

MILIEU	TECHNIQUE	DATE DU SEMIS	DATE DE L'EXAMEN	RÉSULTATS
5	B 2	5-3-1955	1-4-1955	<i>Rhizoctonia</i> (4 fois).
5	B 2	5-3-1955	20-4-1955	<i>Fusarium</i> sp.
5 tynda- lisé	B 2	5-3-1955	1-6-1955	<i>Rhizoctonia</i> sp.

Les caractères cultureux du *Rhizoctonia* et l'aisance de son isolement rappellent ce que nous avons dit ci-dessus relativement au *Rhizoctonia* isolé des racines de *Blechnum*.

Nephrolepis exaltata var. *Rooseveltii*. — Des fragments de racines de cette Fougère exotique, lavés à l'eau stérile, soumis à l'action de l'hypochlorite de calcium à 7 p. 100 pendant cinq minutes, puis à celle de l'acide lactique à 10 p. 100 pendant une minute, ont été semés sur les milieux n° 6 et 3 a.

Au cours de ces essais, deux champignons se sont développés très fréquemment : comme précédemment, il s'agit d'un *Fusarium* et d'un *Rhizoctonia*. Ce dernier colonise d'ailleurs souvent les assises périphériques des racines du *Nephrolepis*.

2° *L'endophyte de Selaginella Kraussiana.* — Nous avons appliqué aux racines du *S. Kraussiana* la technique A 2; puis nous l'avons modifiée aussi par un passage dans une solution aqueuse à 10 p. 100 d'acide lactique agissant pendant une minute, juste avant le semis, pour éviter le développement néfaste des Bactéries; le milieu de culture utilisé est le n° 6,

Un premier semis de racines, le 20 mai 1955, nous a permis d'observer après quelques jours une véritable « éclosion » de périthèces du *Chaetomium elatum* Kunze à la surface des racines. L'examen microscopique nous a révélé que ces périthèces étaient localisés très souvent au niveau des « plages » d'infection. C'était une curieuse coïncidence. Nous avons alors examiné avec soin les rapports que contractaient les rhizoïdes brunâtres de la base des périthèces avec les hyphes hyalins de plus fort diamètre, grossièrement pelotonnés dans les cellules-hôtes. Dans quelques cas nous avons noté l'union de ces éléments et nous avons provisoirement conclu que les fructifications du *Chaetomium* étaient celles du champignon endophyte.

Nous avons répété nos essais le 13 juin 1955, et cette fois les racines abandonnées à la surface du milieu de culture n'ont supporté des périthèces que dans deux cas et après un laps de temps beaucoup plus étendu que dans le premier essai. Dans quelques cultures, le mycélium du *Ch. elatum* a laissé diffuser dans la gélose la matière colorante jaune signalée jadis par ZOPF [142].

Nous n'avons pas encore réalisé la synthèse d'un tel complexe mais nous pensons que cette Sphériaciée est véritablement apte à contracter avec la Sélaginelle étudiée une association mycorrhizienne endotrophe (*).

3° Complexes constants : l'*Hymenophyllum tunbridgense*.

— La formation de petits sclérotés à l'extérieur des racines de l'*H. tunbridgense* d'une part, l'abondance des hyphes externes en continuité avec l'endophyte d'autre part, ont renforcé l'opinion que nous avons sur la facilité relative de l'isolement de cet endophyte.

Nous avons effectué environ 20 semis de fragments de racines en utilisant la technique A 2. Les milieux 1 et 2 furent employés. Les résultats positifs que nous avons enregistrés sont consignés dans le tableau ci-après (p. 134).

Nous pensons que le mycélium très ténu, apte à produire quelques chlamydospores intercalaires ou terminales, cons-

(*) GUNNEWIG [61] a isolé des caryopses d'espèces diverses de *Lolium* un même champignon qu'il a considéré comme étant l'endophyte; c'est au genre *Chaetomium* qu'il le rapportait déjà.

MILIEU	TECH- NIQUE	DATE DU SEMIS	DATE DE L'EXAMEN	OBSERVATIONS
2	A 2	18-9-1954	20-9-1954	Un mycélium septé, ténu, abondant.
2	A 2	18-9-1954	15-10-1954	Un mycélium ténu, très abondant, formant un duvet blanc sur toute la surface du milieu de culture.
			21-1-1955	Apparition de nombreuses chlamydo-spores intercalaires et terminales.
1	A 2	19-4-1955	1-6-1955	Les divers aspects suivants sont fournis : — un mycélium ténu, usuel, à chlamydo-spores. — parfois un mycélium d'un diamètre supérieur formant également des chlamydo-spores.

titue l'endophyte. Les caractères morphologiques et culturels que nous avons rencontrés chez le champignon qui croît, dans la nature, au contact des gamétophytes de cette Fougère, et paraît conditionner leur développement, se superposent en tous points à ceux que nous a livrés le rhizomycète obtenu à plusieurs reprises en culture pure.

4° *Le rhizomycète du type « phycomycétoïde » de l'Ophioglossum vulgatum.* — Les cultures symbiotiques effectuées par Noël BERNARD chez les Orchidées pourront être répétées chez les *Ophioglossaceae* lorsque sera isolé le rhizomycète dont la présence est constante, continue, et initialement obligatoire.

Nous avons effectué maints essais d'isolement à partir des fragments de racines de l'*O. vulgatum*. Les techniques A 2 et A 3 se sont révélées inefficaces.

L'emploi des techniques B 1, 2, 3, en utilisant les milieux 1 (gélosé ou non), 4 et 5a, nous a conduit le plus souvent à l'obtention d'un *Fusarium* ou d'un *Rhizoctonia*.

Nous ne rejetons pas systématiquement la possibilité que l'endophyte de l'*O. vulgatum* soit le *Fusarium*. Noël BERNARD en avait déjà obtenu en culture mais, selon cet auteur, il « s'agissait d'une impureté ». Nous poursuivons nos essais et espérons réussir à isoler un jour un rhizomycète qui, placé en face des spores de cette Fougère, favorisera leur germination encore mystérieuse.

B. — LA CULTURE PURE DES PTÉRIDOPHYTES.

Des spores de Fougères obtenues à partir de divers jardins botaniques ont été semées sur des substratums variés. Les semis ont été effectués en septembre, octobre et novembre 1954, après stérilisation de la surface des spores à l'aide du chlorure de chaux à 7,5 p. 100 agissant pendant dix minutes. Elles furent déposées ensuite sur le milieu de culture. Le meilleur milieu fut d'ailleurs la solution de Knop gélosée, dont la composition est la suivante :

Eau	1.000
Nitrate de calcium	1
Chlorure de calcium	0,12
Chlorure ferrique	traces
Sulfate de magnésie	0,25
Phosphate acide de potassium	0,25
Gélose	18

Lygodium scandens. — Les spores semées le 23 novembre 1954 ont donné naissance à de jeunes prothalles foliacés riches en rhizoïdes mais sans qu'apparaissent d'organes sexuels. De nombreux prothalles ont conservé leur aspect filamenteux.

Platycerium bifurcatum. — Les spores semées le 15 novembre 1954 ont rapidement germé. Après dix jours de culture, le filament chlorophyllien était déjà bicellulaire et le premier rhizoïde était visible. Le développement fut ensuite extrêmement lent et les prothalles âgés de deux mois

n'avaient encore que 4 cellules, ceux de trois mois n'en possédaient seulement que 5 ou 6; toute croissance ultérieure a cessé.

Cibotium Schiedeii. — Les semis de spores de cette fougère nous ont fourni de nombreux jeunes prothalles filamenteux atteignant 1,5 mm de longueur en culture aseptique; ils ne sont pas parvenus au stade foliacé.

Pteridium aquilinum. — Le pourcentage des germinations est très élevé. Au stade filamenteux initial a succédé un stade foliacé mais aucun organe sexuel n'est apparu sur les gamétophytes ainsi obtenus.

Polystichum Filix mas. — A partir de semis de spores de *P. Filix mas* effectués le 17 novembre 1954, nous avons obtenu des prothalles vigoureux, pourvus d'organes sexuels. Dans quelques cas, de jeunes sporophytes au développement très lent leur ont succédé. De telles cultures aseptiques de cette même Fougère avaient déjà été effectuées par BECQUEREL [5].

L'absence de mycothalles dans les cas de semis usuels de spores de Fougères sur des terres non stérilisées pouvait faire croire que le développement des gamétophytes serait aisé dans des conditions aseptiques. En fait, nous voyons que les résultats enregistrés, sauf en ce qui concerne quelques espèces, ont été décevants. A des débuts de développement — gonflement des spores et rupture de leur paroi, croissance du filament initial — ne succèdent que rarement le stade foliacé et l'apparition des organes sexuels. Nous attribuons ces échecs à des conditions physiques défavorables et à des exigences chimiques encore indéterminées.

Les prothalles fournis par nos semis étaient bien verts, non envahis par des champignons. La microflore du sol intervient sans doute sur le développement de ces prothalles. SCHOPFER [122] l'a déjà suggéré en ce qui concerne le passage des protonémas aux caulonémas des Bryophytes.

Ophioglossum vulgatum et *Psilotum triquetrum*. — Les semis de spores de ces deux Ptéridophytes ont été effectués sur les milieux les plus variés : solutions minérales banales (solution de Knop par exemple), solutions sucrées renfermant des

concentrations variées de sucres, des extraits de terre, de racines, auxquels nous avons parfois ajouté des substances de croissance (biotine, acide indol- β -acétique, thiamine, acide nicotinique) aux doses habituelles de leur emploi. Dans tous nos essais les spores ont refusé de germer.

Devant ces insuccès de laboratoire, nous avons prélevé des prothalles obtenus sur de la terre de bruyère par les méthodes usuelles de semis des spores (sans asepsie préalable), et, après les avoir lavés à l'aide d'un fin pinceau pour les débarrasser de toute particule de terre adhérente puis rincés plusieurs fois de suite dans de l'eau stérile, nous avons placé ces prothalles sur un milieu nutritif liquide stérilisé.

Le plus souvent les quelques rares impuretés non éliminées prennent un grand développement et entraînent la mort du prothalle.

Pourtant nous avons pu, par cette méthode de lavage, maintenir des gamétophytes de *Nephrolepis exaltata* en culture pure. Ceux-ci n'ont pas formé leurs organes sexuels mais ont végété en donnant naissance sur le bord de leurs lobes à de nombreuses formations filamenteuses qui ont fini par mourir.

D'autre part, des prothalles recueillis dans les sporanges de l'*Hymenophyllum tunbridgense* au stade à 3 ou 4 cellules (les spores de cette Fougère germent en effet avant leur libération), ont été placées, après plusieurs lavages dans de l'eau stérile, à la surface du biseau de tubes renfermant du Knop gélosé.

Ici encore la stérilisation de la surface de ces très jeunes gamétophytes ne fut que rarement parfaite. Les examens fréquents des repiquages nous ont révélé que dans les cultures pures les gamétophytes qu'ils produisaient mouraient rapidement, alors que ceux des cultures infectées par un champignon, aux caractères identiques à ceux de l'endophyte radical des sporophytes, se développaient quelque temps.

La présence d'un tel champignon au contact des filaments chlorophylliens gamétophytiques leur est profitable. Il est vraisemblable qu'une ou plusieurs substances synthétisées par le champignon puis libérées dans le milieu de culture sont utilisées par le gamétophyte et favorisent son développe-

ment. Les hyphes fins ne pénètrent que dans les cellules brunes, mortes, qui peu à peu deviennent plus nombreuses, sans doute à cause des conditions de culture défavorables. On connaît les exigences microclimatiques bien spéciales de l'*Hymenophyllum tunbridgense* !

III. — SYNTHÈSE DES COMPLEXES

Après avoir réalisé la première analyse d'une mycorrhize, chez les *Orchidaceae*, Noël BERNARD a réussi le premier la synthèse contrôlée des complexes.

MAGROU [90] a pu réinfecter des *Solanum* aseptiques à l'aide du *Mucor Solani* qu'il avait préalablement isolé.

M^{lle} WOLF [141], chez les *Ericaceae*, a créé des complexes artificiels en mettant en présence des plantules aseptiques et des champignons du genre *Mortierella* séparés de la rhizosphère des Bruyères.

Dans nos tentatives, nous n'avons pas réalisé le type le plus rigoureux de synthèse, la mise en présence d'une Ptéridophyte aseptique et du champignon isolé d'une plante infectée appartenant à la même espèce; nous y consacrerons une partie de nos recherches futures.

Nous avons néanmoins effectué quelques synthèses intéressantes.

1° De jeunes sporophytes de *Polystichum Filix mas* obtenus dans des conditions aseptiques ont été repiqués sur une terre provenant d'un sous-bois où croissent des *P. Filix mas* de belle taille, et placés en serre. Les pots, disposés à l'intérieur de pots plus grands, étaient recouverts par une vitre et arrosés à l'aide d'eau stérile. Dans de telles conditions, la création d'un complexe ne pouvait se produire qu'à partir des champignons du substratum. Nous avons obtenu une association, peu abondante, mais typique.

2° Nous avons également provoqué par le jeu des facteurs externes (apport d'humus, assèchement du substratum habituellement très humide) la mycotrophie de diverses Ptéridophytes normalement immunes.

De jeunes sporophytes d'*Asplenium trichomanes*, d'*A. rutamuraria* et de *Ceterach officinarum* ont été prélevés sur un mur dans une station où ils ne contractaient pas de mycor-

rhizes (l'examen des racines de plusieurs témoins de chacune des espèces prélevées dans la même station nous l'a révélé).

Repiquées sur des terres favorables à l'établissement d'une symbiose mycorrhizienne (prise au pied de plusieurs *Polypodiaceae* mycotrophes), ces plantes ont été maintenues plusieurs mois en serre froide. Certains pots furent arrosés normalement, mettant alors en jeu le seul facteur « apport d'humus », d'autres reçurent un copieux arrosage maintenant constamment la terre très humide et provoquant ainsi une double influence, attribuable à des facteurs antagonistes : l'apport d'humus et l'excès d'humidité.

L'examen des appareils radicaux de ces trois espèces de Fougères nous a montré qu'une association mycorrhizienne s'était établie chez les plantes normalement arrosées. Aucune infection fongique ne s'observait chez les plantes développées en milieu très humide.

Le rôle important de la nature du substratum est ainsi mis en évidence : l'humus constitue un milieu « promycorrhizes » ; l'humidité excessive s'oppose à la création de complexes.

La réalisation de complexes expérimentaux fait encore ressortir l'influence néfaste de l'humidité dans le cas suivant :

Une Fougère des lieux humides, dépourvue normalement d'endophyte, le *Marsilea quadrifolia*, cultivée sur terre, dans des pots, nous a montré une indiscutable infection de ses racines : les hyphes aseptés forment des pelotons dans les seules racines encore hyalines; le diamètre de ces hyphes est de 5 à 6 μ .

Cette expérience nous conduit à admettre que c'est à une particularité écologique du *Pilularia globulifera* récolté dans le département de l'Indre qu'il convient de rapporter l'exceptionnelle mycotrophie de cette plante.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

De multiples, mais très courtes mentions, et seulement quelques travaux plus volumineux ont rapporté des cas de mycotrophie chez les Ptéridophytes. Nous nous sommes donc attaché à faire une étude d'ensemble du groupe, nous permettant de réunir le maximum de faits sur les phénomènes de symbiose qu'il présente et nous avons essayé d'en donner une explication.

Il nous est apparu que d'assez nombreuses espèces, plusieurs genres, voire même quelques familles : les *Marsileaceae*, les *Salviniaceae* et les *Isoetaceae* ne contractaient pas d'association avec les Rhizomycètes. Par contre, la symbiose est la règle chez d'autres familles : elle affecte les deux phases du cycle de développement des *Ophioglossaceae*, des *Marattiaceae*, des *Gleicheniaceae*. L'infection constante des prothalles de Lycopodes devient beaucoup plus irrégulière dans les racines des sporophytes. Enfin, entre les Ptéridophytes autotrophes et celles qui vivent sous le régime de la symbiose continue, se place toute une catégorie de Fougères, éventuellement mycotrophes, mais susceptibles de croître sans devoir s'associer à des Rhizomycètes.

Unissant les résultats antérieurs à ceux de nos propres observations, nous démontrons la régularité parfaite de la mycotrophie chez les *Ophioglossaceae*. Nous n'avons relevé que de minimes différences entre les mycorrhizes des *Ophioglossum* et celles des *Botrychium*, dont nous avons étudié 24 espèces au total. Les noyaux du champignon s'altèrent et dégénèrent lors de la phagocytose. Les ptyosomes ne sont alors que des résidus acaryotes. Des vésicules dont nous donnons une description peuvent être différenciées par le rhizo-

mycète qui entre dans la constitution de complexes du type « thamniscophage ». Nous avons souligné l'immunité du rhizome des *Ophioglossaceae*.

Nous constatons qu'un parallélisme étroit existe entre les caractères de l'infection mycorrhizienne des *Ophioglossaceae* et celle des *Orchidaceae*. Nous discutons l'hypothèse de BOWER relative à la réduction des parties chlorophylliennes corrélative d'une symbiose constante. Après avoir formulé quelques réserves, nous sommes disposé à admettre les vues de cet auteur.

Par leur incontestable antiquité et leurs mycorrhizes toujours présentes, les *Marattiaceae* constituent un matériel intéressant. Les Rhizomycètes responsables de la formation de ces complexes mycorrhiziens appartiennent à plusieurs espèces : si le *Stigeosporium Marattiacearum* envahit les racines des *Angiopteris*, c'est un autre endophyte qui pénètre dans l'écorce des racines des *Danaea* dont la structure est si particulière (existence d'un anneau de fibres). C'est dans l'assise la plus profonde de l'exocortex, contre le stéréome, que se situe la phagocytose. Nous classons les mycorrhizes des *Marattiaceae* parmi celles du type « thamniscophage ».

La famille des *Osmundaceae* occupe une position intermédiaire entre les Eusporangiées et les Leptosporangiées. On retrouve dans les racines des sporophytes la constante infection des premières, alors que l'autotrophie des secondes caractérise les gamétophytes.

Le mycélium du rhizomycète se prête bien à une étude cytologique malgré la rareté des plages qu'il envahit, rareté qui fit conclure jadis à l'autotrophie de la famille. Les noyaux du mycélium continu sont de forte taille. Leur nombre, dans chaque vésicule, est de 30 environ. Les pelotons mycéliens contribuent à faire classer l'infection parmi les mycorrhizes du type « tolypophage ».

Les *Schizaeaceae*, aux affinités diverses, ont été considérées comme constituant un groupe « synthétique ». Un rhizomycète toujours présent y démontre cependant une unité morphologique indéniable. Des Knaüelversikeln et des vésicules

ayant sporulé ont été observées chez plusieurs espèces. A l'intérieur d'une même cellule-hôte, nombreuses sont les masses résiduelles. L'infection est du type « tolypophage ». La mycothallie des gamétophytes filamenteux du genre *Schizaea* constitue une particularité remarquable.

Le *Matonia Foxworthii*, seul représentant étudié de la petite famille des *Matoniaceae*, s'est révélé mycotrophe.

Les représentants de la famille des *Gleicheniaceae* vivent en symbiose constante. Les mycothalles et les mycorrhizes y sont en effet la règle. Les complexes formés par les *Gleicheniaceae* prennent place près des mycorrhizes des *Orchidaceae*, du type « tolypophage » également. Toutefois, en sus des pelotons élémentaires et d'une masse résiduelle unique, volumineuse, les mycorrhizes des *Gleicheniaceae* constituent des arbuscules allongés, véritables « faisceaux d'hyphes ».

L'uniformité d'aspect de l'infection nous permet de maintenir le sous-genre *Platyzoma* au sein du vaste genre *Gleichenia*.

L'étude des associations susceptibles d'être contractées par les *Hymenophyllaceae* a été pour nous très instructive :

— Tous les *Hymenophyllum* étudiés (25 espèces) hébergent un endophyte du même type, dont les hyphes fins constituent des pelotons très denses.

— Certains *Hymenophyllum* s'associent en outre à un second rhizomycète, aux filaments de plus fort calibre, analogue à celui qu'hébergent les *Trichomanes* mycotrophes. Les hyphes de ce second endophyte sont aseptés et constituent des pelotons. Nous avons, à plusieurs reprises, observé des « resting-cells ».

— Une Chytridiale, voisine des *Olpidiopsis Schenkiana* et *parasitica*, infecte les sommets des poils de quelques *Hymenophyllum* et y développe des sporanges et des zygotes dont la paroi est extrêmement épaisse.

— Les rhizomes de toutes les *Hymenophyllaceae* demeurent indemnes, ce qui entraîne l'immunité totale des espèces de *Trichomanes* de la section *Hemiphlebium*.

— Un parallélisme peut être établi entre les divers aspects du complexe (correspondant chacun à un genre), la dualité

des endophytes et leur importance relative (chez les espèces intermédiaires entre les deux genres) d'une part; et les grandes lignes de l'évolution des *Hymenophyllaceae* d'autre part. Le schéma de la p. 46 en rend compte.

Deux champignons mycorrhiziens s'observent chez le *Lorsoma Cunninghami*, qui appartient à la petite famille des *Lorsomaceae*, mais leur développement reste faible.

Les représentants des cinq genres de *Cyatheaceae* que nous avons eus à notre disposition nous ont tous fourni des figures nettes et assez semblables d'infection fongique. Nous avons mis en évidence un curieux mode de recouvrement des hyphes fongiques par une fine membrane en continuité avec la lamelle externe des cellules-hôtes et d'où elle tire son origine. L'infection appartient au type « thamniscophage », le rhizomycète différenciant des arbuscules et des vésicules.

La similitude d'aspect de l'endophyte ne rend pas nécessaire les subdivisions que les systématiciens reconnaissent fréquemment chez les *Cyatheaceae*, en se fondant sur d'autres caractères.

Nous avons successivement étudié les diverses sous-familles de l'ensemble énorme que constituent les *Polypodiaceae*. Nous ignorions tout de la mycotrophie éventuelle de plusieurs sous-familles. Nous avons examiné les racines de plus de 150 espèces de *Polypodiaceae*. L'existence ou l'absence de mycorrhizes chez leurs représentants dépendent de facteurs multiples. L'hétérogénéité des résultats correspond surtout aux habitats variés de ces Fougères, aux différences d'humidité, d'éclairement des stations, etc... Nous avons examiné quelques espèces (*Nephrolepis exaltata*, *Polystichum Filix mas*, *Pteridium aquilinum*, *Blechnum spicant*, etc...) avec détail. Les complexes observés chez toutes les *Polypodiaceae* mycotrophes sont très apparentés, et l'on peut parler d'un « type de famille ».

L'infection des *Polypodiaceae*, accidentelle, peut être due à des champignons variés, un même hôte étant susceptible d'héberger plusieurs endophytes. Ce sont surtout les divers

modes de digestion du champignon qui apportent les caractères distinctifs des mycorrhizes. On y rencontre en effet une phagocytose par « ptyophagie », par « thamniscophagie », par « thamnisco-physalidophagie ».

La fréquence de l'infection est variable selon les sous-familles. Très fréquents chez les *Davalliaceae* et chez les *Pteridaceae*, les complexes sont plus rares chez les *Asplenieae* et les *Dryopteridoideae*; moins communs encore chez les *Vittariaceae* et les *Woodsieae*, ils font pratiquement toujours défaut chez les *Polypodiaceae*.

L'habitat très particulier des *Parkeriaceae*, des *Marsileaceae*, des *Salvinaceae*, des *Isoetaceae* explique l'absence de rhizomycètes chez ces quatre familles. Toutefois, certains *Equisetum*, provenant de stations relativement asséchées, contractent des associations; le rôle de la station est particulièrement net chez ces *Equisetum* mycotrophes.

La mycothallie est constante chez les *Lycopodiaceae*. Par contre, les sporophytes sont rarement contaminés. Le parallélisme étroit qui unit les jeunes plantules d'Orchidées aux gamétophytes des Lycopodes s'estompe donc à l'état adulte. Les processus de phagocytose sont très variés chez les *Lycopodiaceae*. Les recherches de conditions équivalentes à la symbiose conduisent à penser que le champignon se fait le pourvoyeur de son hôte en substances de croissance.

La mycotrophie du *Phylloglossum Drummondii* s'avère très intéressante.

Nous avons étudié de nombreuses espèces de *Selaginellaceae*. La mycotrophie y est commune. Les porte-racines sont immuns, témoignant ainsi de leur nature caulinare. L'endophyte, aux hyphes intracellulaires pelotonnés, puis intercellulaires en profondeur, différencie des arbuscules éphémères et des vésicules groupées par pages. Celles-ci sont parfois si nombreuses qu'elles confèrent une teinte jaune aux portions de racines où elles sont localisées.

L'infection appartient au type « thamniscophage » de BURGEFF.

Les deux genres qui constituent la petite famille des *Psilotaceae* sont considérés par de nombreux botanistes comme les survivants des formes les plus antiques de Ptéridophytes. L'intérêt d'une mycotrophie constante dans les deux phases du cycle de développement, et nécessaire au moins en ce qui concerne les gamétophytes, s'en trouve renforcé. Nous avons retrouvé le *Cladochytrium Tmesipteridis* décrit jadis par P.-A. DANGEARD.

La nature caulinare de la griffe, cependant mycotrophe, constitue une exception à l'immunité habituelle des rhizomes.

La seconde partie de notre travail débute par quelques remarques d'intérêt général.

Nous faisons ensuite la synthèse des résultats de notre étude des familles, au cours de laquelle nous examinons en détail les organes différenciés par les divers rhizomycètes : le mycélium, les pelotons, les arbuscules, les vésicules, les Knaüelvesikeln.

L'observation d'un grand nombre de vésicules nous conduit à émettre une opinion sur la valeur de ces formations : nous les tenons pour des organes de reproduction le plus souvent avortés et subissant alors une dégénérescence hui-leuse.

Le problème des Röhrentüpfeln est envisagé et nous essayons d'expliquer leurs diverses origines.

Des documents ainsi réunis découle une classification récapitulative des mycorrhizes des Ptéridophytes.

Certaines considérations sur le déterminisme de l'aspect du complexe mycorrhizien nous amènent à envisager les divers facteurs qui en sont responsables; nous accordons une plus grande importance aux facteurs externes, et particulièrement à l'humidité ainsi qu'à la richesse en humus et l'intensité de l'éclairement; l'examen de quelques facteurs internes (nature des membranes de l'hôte, nature des organes souterrains, exsudats racinaires, teneur en auxine des racines) nous suggère maintes hypothèses que des expériences en cours ou des expériences ultérieures viendront contrôler.

Des prélèvements de racines échelonnés sur toute une

année chez des Fougères indigènes et de serres nous ont conduit à définir un « cycle annuel » de développement de l'endophyte. A une période automnale d'infection intense succède une période de digestion hivernale qui se poursuit au printemps pendant que s'intensifie la production de vésicules, seuls vestiges de l'infection en mai ou en juin, alors que l'été constitue une période d'immunité passagère.

Cette seconde partie se termine par l'établissement d'un parallélisme entre la symbiose et l'archaïsme des diverses familles de Ptéridophytes. Reprenant les vues de TREUB, de NOËL BERNARD et de MAGROU, nous tentons de mettre en évidence les liens qui unissent la symbiose mycorrhizienne à l'évolution de l'ensemble des Ptéridophytes : contrairement aux conclusions auxquelles les *Orchidaceae* avaient conduit MAGROU, qui admet chez elles une évolution dans le sens d'une adaptation de plus en plus étroite à la symbiose, nous concluons que l'évolution des Ptéridophytes s'est faite dans le sens d'une symbiose de plus en plus lâche.

Le tableau ci-contre récapitule nos résultats; nous avons classé les familles en commençant par les plus archaïques.

Les recherches qui font l'objet de la troisième partie de notre étude sont d'ordre expérimental. Elles avaient pour but de découvrir les interrelations entre les constituants des mycorrhizes. Elles nécessitent d'une part l'analyse du complexe, d'autre part la reconstitution ou synthèse du complexe.

Analyse : Nous avons mis en œuvre des techniques d'isolement très variées et nous avons usé de milieux de culture très divers :

1° L'analyse de complexes accidentels nous a permis d'isoler un *Rhizoctonia* des assises corticales périphériques chez le *Blechnum spicant*, le *Polystichum Filix mas* et le *Nephrolepis exaltata*, mais non leur endophyte phycomycétoïde.

Nous pensons que le *Chaetomium* dont les périthèces se développent en culture pure sur des fragments de racines de *Selaginella Kraussiana* est bien susceptible de former des mycorrhizes avec cette Ptéridophyte.

Le Rhizomycète localisé en périphérie des racines de l'*Hymenophyllum tunbridgense* croît aisément en culture. Son

FAMILLES DE PTÉRIDOPHYTES	GAMÉTOPHYTES		SPOROPHYTES
	ASPECT DU PROTHALLE	Association mycopro- thallienne	Association Mycorrhizienne
<i>Psilotaceae</i>	Massif, incolore, sou- terrain	Constante, abondante	Constante, abondante
<i>Ophioglossaceae</i> (en gé- néral)	Massif, incolore, sou- terrain	Constante, abondante	Constante, abondante
<i>Lycopodiaceae</i> (pro par- te)	Massif, incolore, sou- terrain	Constante, abondante	Inconstante (habitat)
Autres <i>Lycopodiaceae</i> .	Massif, tubérisé, chlorophyllien en partie	Constante, abondante	Inconstante (habitat)
<i>Marattiaceae</i>	Charnu, chlorophyl- lien	Constante, abondante	Constante, abondante
<i>Gleicheniaceae</i>	En lame, chlorophyl- lien	Constante	Constante, abondante
<i>Schizaeaceae</i>	Filamenteux ou en lame, chlorophyl- lien	Réduite, chez les <i>Schizaea</i>	Constante, abondante
<i>Osmundaceae</i>	En lame, chlorophyl- lien	Inconstante	Constante, mais réduite
<i>Hymenophyllaceae</i>	Filamenteux ou ru- banné, chlorophyl- lien	Superficielle chez les <i>Hymeno- phyllum</i>	Constante (<i>Hymeno- phyllum</i>) Inconstante (<i>Tricho- manes</i>)
<i>Cyatheaceae</i>	En lame, chlorophyl- lien	Absente	Constante
<i>Polypodiaceae</i>	En lame, chlorophyl- lien	Absente	Accidentelle

mycélium très ténu y forme de nombreuses vésicules. Nos tentatives d'isolement de l'endophyte de l'*Ophioglossum vulgatum* sont demeurées vaines.

2° Certaines Ptéridophytes en culture aseptique sont capables de se développer normalement. Le plus souvent, cependant, le passage de la phase gamétophytique à la phase sporophytique est délicat; il est possible qu'interviennent diverses substances chimiques.

Synthèse. — A plusieurs reprises, nous avons provoqué la création de complexes chez de jeunes Fougères obtenues par voie aseptique ou chez des sporophytes d'espèces habituellement immunes.

Toutefois, la plupart de nos essais, tant d'analyse que de synthèse, étant demeurés infructueux, nous nous proposons de poursuivre des recherches dans cette voie, qui promet d'être longue et pleine de difficultés.

PLANCHES

PLANCHE I

OPHIOGLOSSACEAE

- FIG. 1. — *Ophioglossum vulgatum*. Fragment d'hyphe plurinucléé. h, hyphe; n, noyaux. Coloration par l'hématoxyline-éosine.
- FIG. 2. — *O. vulgatum*. Endophyte en cours de phagocytose. Les noyaux altérés du champignon présentent des formes anormales. M, membranes des cellules-hôtes; N, noyaux des cellules-hôtes; p, protoplasme du champignon; n, noyaux fongiques intacts; n', noyaux déjà altérés.
- FIG. 3. — *O. vulgatum*. Cellules corticales des racines en fin de phagocytose. N, noyaux des cellules-hôtes; p, ptyosomes; n, noyaux altérés du champignon.
- FIG. 4. — *O. vulgatum*. Aspect d'une cellule-hôte à la fin de l'hiver. Les grains d'amidon (am) et les fragments d'hyphes (h) y sont rares. N, noyau intact de la cellule-hôte; v, vésicules formées par l'endophyte.
- FIG. 5. — *O. vulgatum*. Deux aspects de vésicules du rhizomycète. h, gouttelettes d'huile.
- FIG. 6. — *O. vulgatum*. Résidus de la digestion de l'endophyte constituant des grappes de ptyosomes (p).
- FIG. 7. — *O. vulgatum*. Aspect d'une cellule-hôte après la phagocytose. p, ptyosomes; P, protoplasme de l'hôte; N, noyau intact.
- FIG. 8. — *Botrychium lunaria*. Cellule-hôte renfermant un peloton d'hyphes sains (h) dont on voit les noyaux (n). Coloration par l'hématoxyline-éosine.
- FIG. 9. — *B. lunaria*. Quelques cellules-hôtes. M, membranes des cellules-hôtes; N, noyaux de ces cellules; h, hyphes sains; ph, phagocytose du champignon; n, noyaux du champignon. Coloration par l'hématoxyline-éosine.

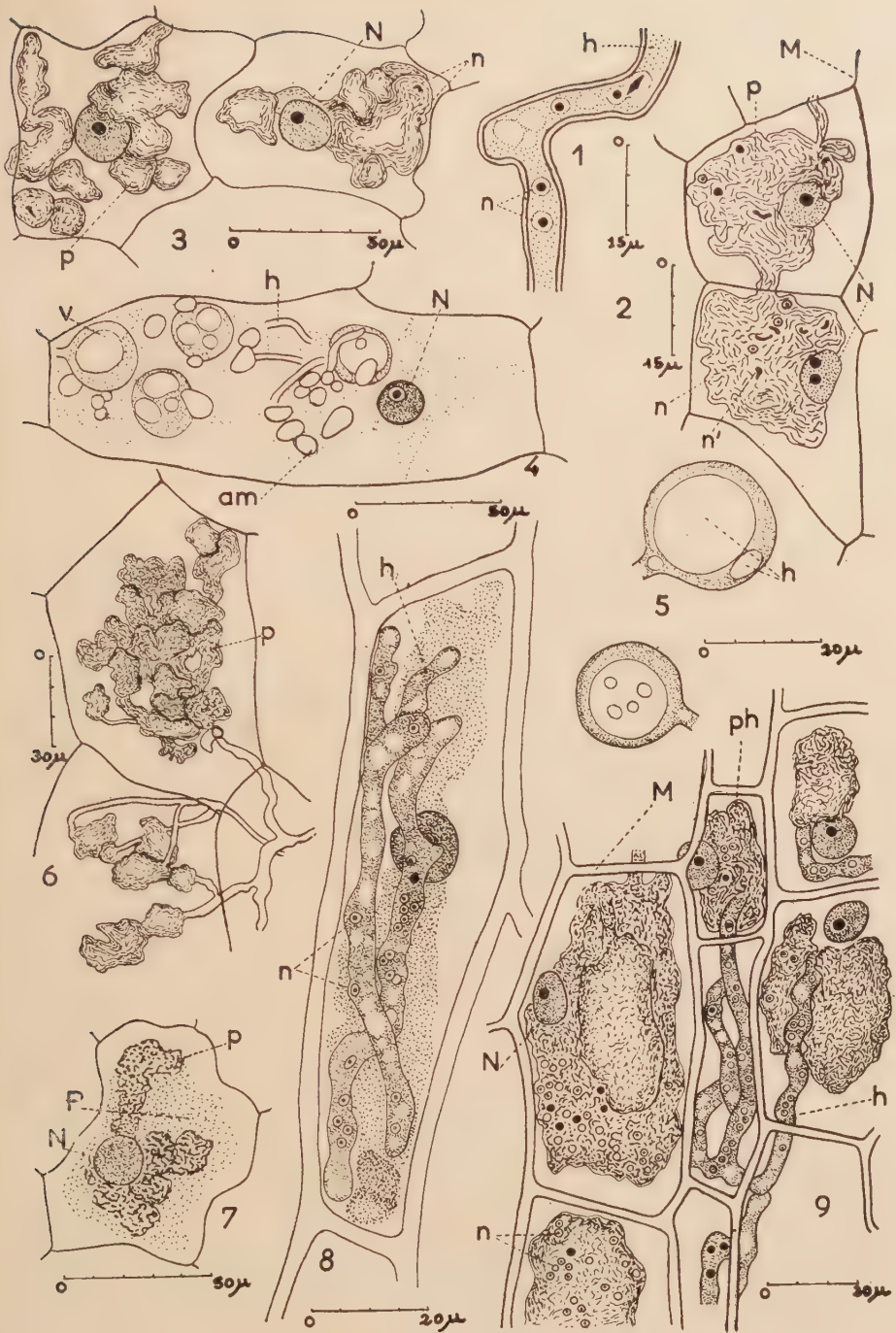


PLANCHE I
OPHIGLOSSACEAE

PLANCHE II

MARATTIACEAE, OSMUNDACEAE

- FIG. 1. — *Angiopteris evecta*. Portion de coupe longitudinale montrant des hyphes profonds intercellulaires (h) et une vésicule intracellulaire (v).
- FIG. 2. — *Danaea simplicifolia*. Une cellule-hôte de l'assise la plus profonde de l'exocortex. h, mycélium pelotonné; v, vésicule.
- FIG. 3. — *D. elliptica*. Phagocytose du rhizomycète dans une cellule corticale profonde. h, vestiges des hyphes.
- FIG. 4. — *Osmunda regalis*. Coupe longitudinale dans une racine montrant la répartition successive du rhizomycète entre les diverses assises. i, infection; e, extension; d, digestion.
- FIG. 5. — *O. regalis*. Endophyte en cours de phagocytose dans une portion de cellule. Le protoplasme du champignon, aux nombreux noyaux (n) reste en liaison avec quelques fragments d'hyphes survivants (h).
- FIG. 6. — *O. regalis*. Cellule-hôte. Le mycélium (m) est encore sain; il a différencié des vésicules (v) à paroi fine, riches en corpuscules métachromatiques (c). Coloration par le bleu de Unna.
- FIG. 7. — *O. regalis*. Deux vésicules possédant de nombreux noyaux (n). Coloration par l'hématoxyline-éosine.
- FIG. 8. — *O. regalis*. Aspect fourni par une cellule-hôte récemment infectée. m, mycélium; N, noyau de l'hôte; n, noyaux du rhizomycète; n', leur nucléole.

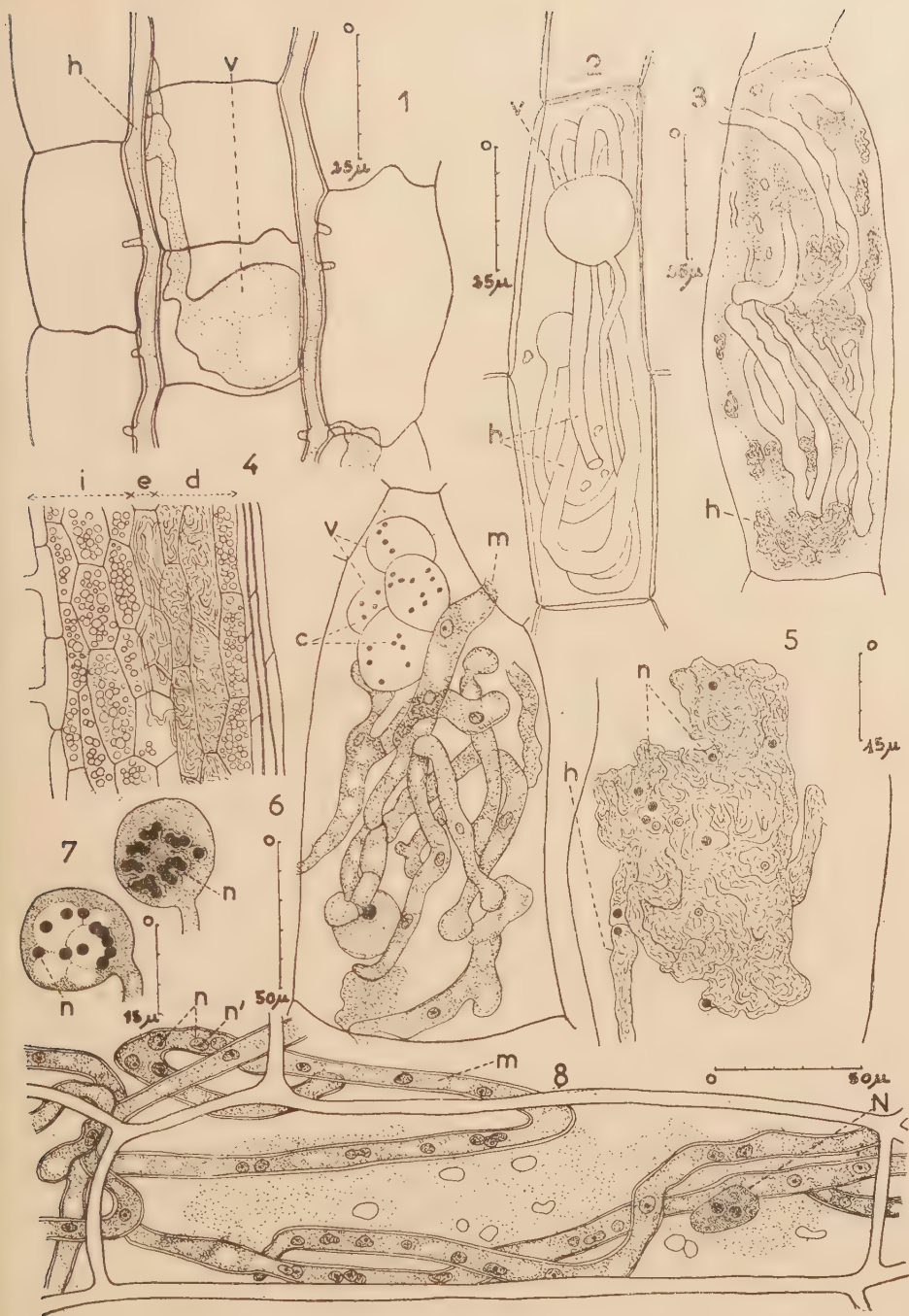


PLANCHE II
MARATTIACEAE, OSMUNDACEAE

PLANCHE III

SCHIZAEACEAE

- FIG. 1. — *Schizaea dichotoma*. Le rhizomycète est phagocyté. Les masses résiduelles (m) sont nombreuses; quelques hyphes demeurent reconnaissables (h).
- FIG. 2. — *Anemia glareosa*. — Cellule-hôte hébergeant un peloton d'hyphes sains.
- FIG. 3. — *A. phyllitidis*. Le rhizomycète a formé dans la cellule des vésicules intercalaires (v).
- FIG. 4. — *A. oblongifolia*. Aspect de l'endophyte en cours de phagocytose.
- FIG. 5. — *A. phyllitidis*. Le rhizomycète a différencié des vésicules (v).
- FIG. 6. — *A. adiantifolia*. Une Knaüelvesikel.
- FIG. 7. — *Lygodium scandens*. Une Knaüelvesikel.
- FIG. 8. — *L. Smithianum*. Aspect d'une cellule-hôte dont le rhizomycète est en cours de phagocytose.

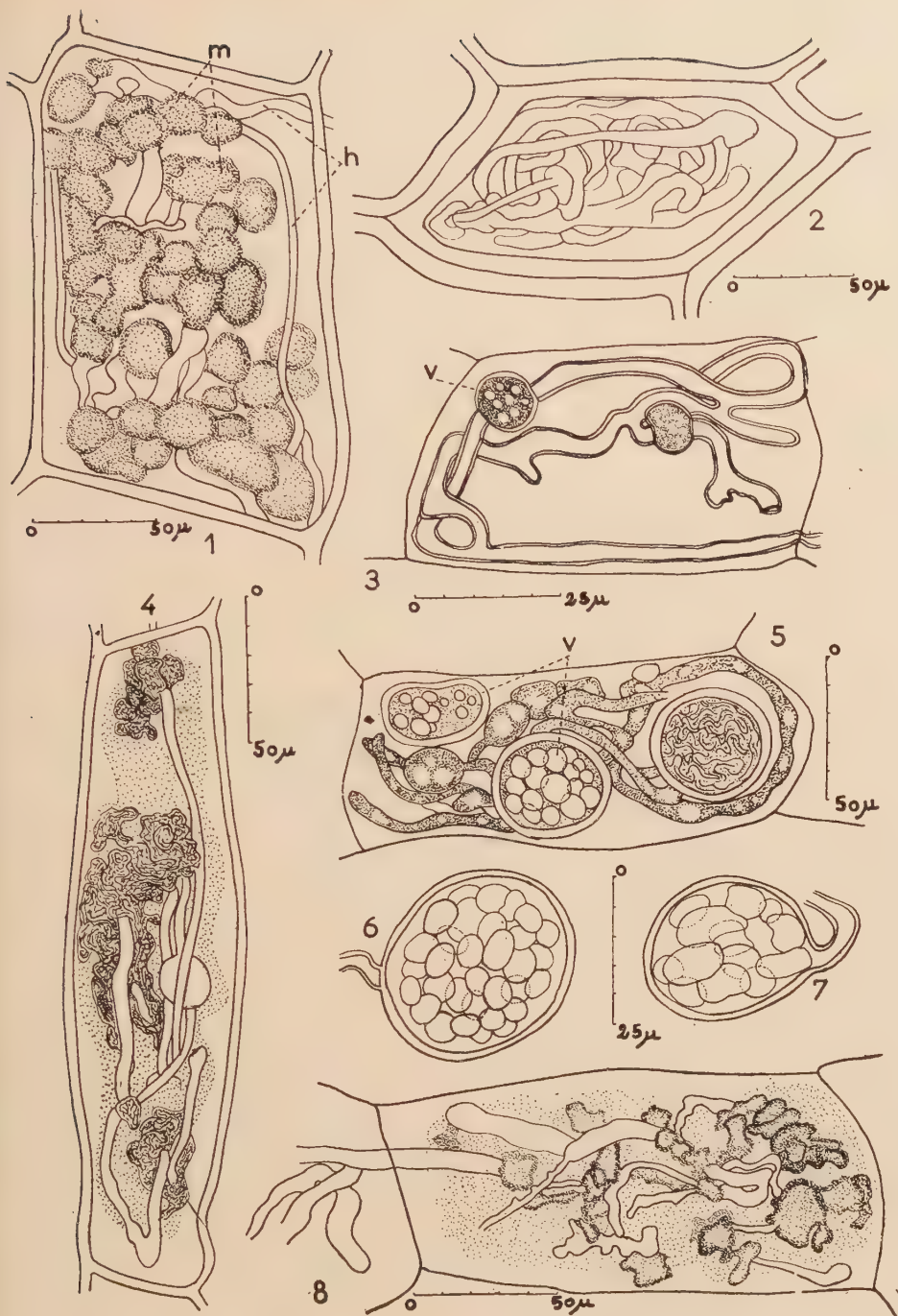


PLANCHE III
SCHIZAEACEAE

PLANCHE IV

GLEICHENIACEAE, HYMENOPHYLLACEAE

- FIG. 1. — *Gleichenia linearis*. Pelotons d'hyphes formés par le rhizomycète dans les cellules-hôtes.
- FIG. 2. — *G. linearis*. Un aspect différent des cellules-hôtes montrant la progression des hyphes du champignon (h) par les pores (p) des membranes de l'hôte.
- FIG. 3. — *G. linearis*. Vésicules (v) différenciées par l'endophyte.
- FIG. 4. — *Hymenophyllum tunbridgense*. Les hyphes très ténus de l'endophyte (h) forment un peloton dense. Le noyau de la cellule demeure invisible.
- FIG. 5. — *H. tunbridgense*. Une cellule-hôte dans laquelle les hyphes fongiques ont acquis l'aspect moniliforme.
- FIG. 6. — *H. tunbridgense*. Un fragment de racines montrant l'abondance des cellules infectées (ci); le cheminement des hyphes (h) dans les poils radicaux; le développement mycélien extérieur à la racine (me).
- FIG. 7. — *Trichomanes Bancrofti*. Une cellule infectée par des hyphes pelotonnés de fort calibre.
- FIG. 8. — *T. pedicellatum*. Cellule-hôte renfermant du mycélium (m) en cours de phagocytose et une vésicule (v).

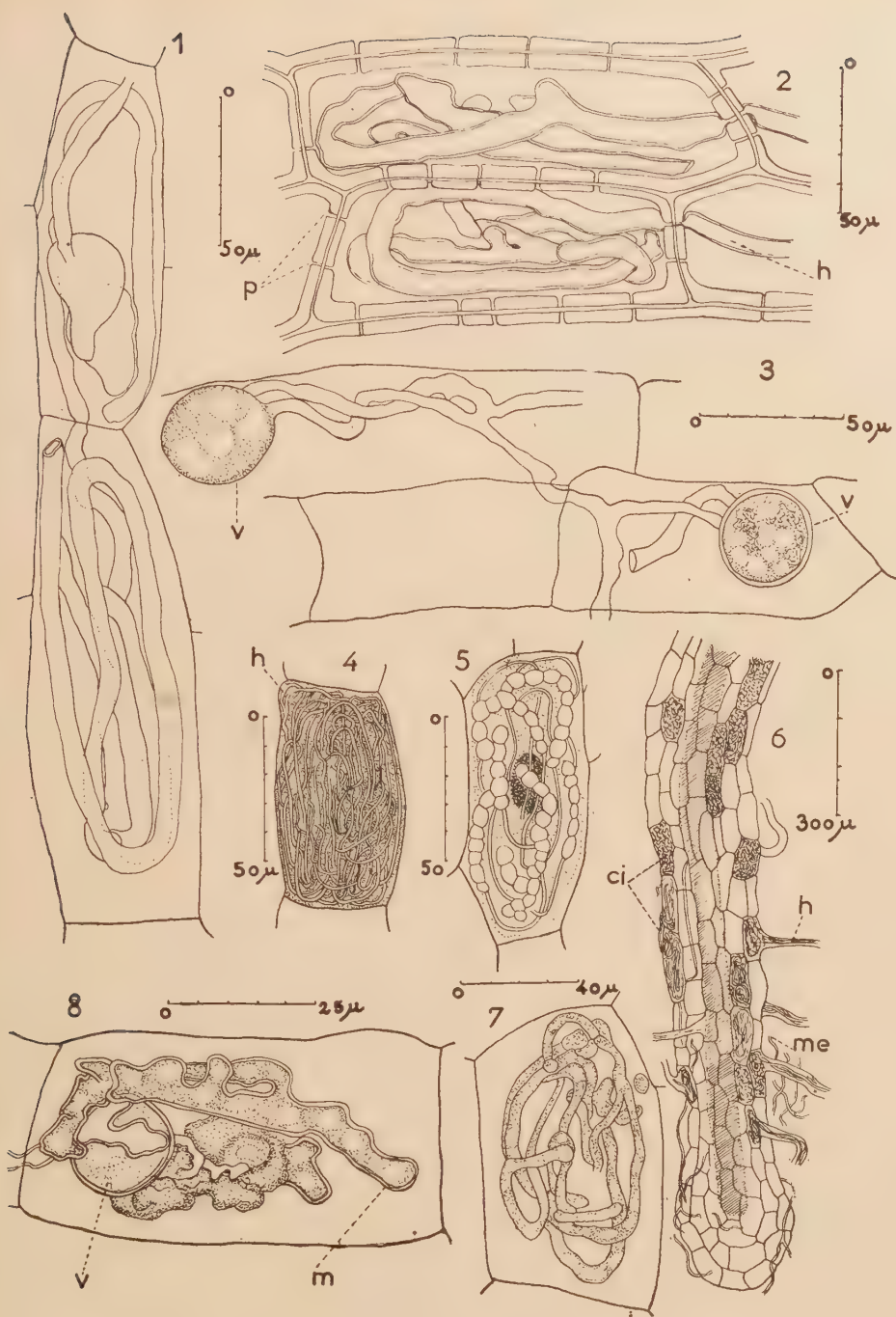


PLANCHE IV

GLEICHENIACEAE, HYMENOPHYLLACEAE

PLANCHE V

HYMENOPHYLLACEAE (suite), LOXSOMACEAE

- FIG. 1. — *Trichomanes pallidum*. Aspect typique de dualité des endophytes à gros hyphes (gh) et à filaments ténus (hf) dans des cellules contiguës.
- FIG. 2. — *T. pedicellatum*. « Resting-cell » intracellulaire à membrane épaisse et double.
- FIG. 3. — *T. Bancrofti*. a et b, « Resting-cells » intracellulaires terminales.
- FIG. 4. — *T. Bancrofti*. « Resting-cells » intracellulaires intercalaires.
- FIG. 5. — *Hymenophyllum fucoides*. Sommet de poil radical parasité par une Chytridiale et renfermant cinq zygotes (z) et deux anthéridies visibles (a). Les zones externe (e), moyenne (m) et interne (i) sont aisément discernables dans la paroi des zygotes.
- FIG. 6. — *H. fucoides*. Sommet de poil renfermant des zygotes (z) et trois anthéridies (a) dont le bec est très visible.
- FIG. 7. — *H. fucoides*. a, sporange de Chytridiale à col de déversement perforant la membrane du poil; b, deux sporanges et quelques éléments (spores ? [s]) libérés par le long col des sporanges.
- FIG. 8. — *Loxsoma Cunninghami*. Aspect typique d'une cellule infectée par l'endophyte du type « phycomycétoïde ».

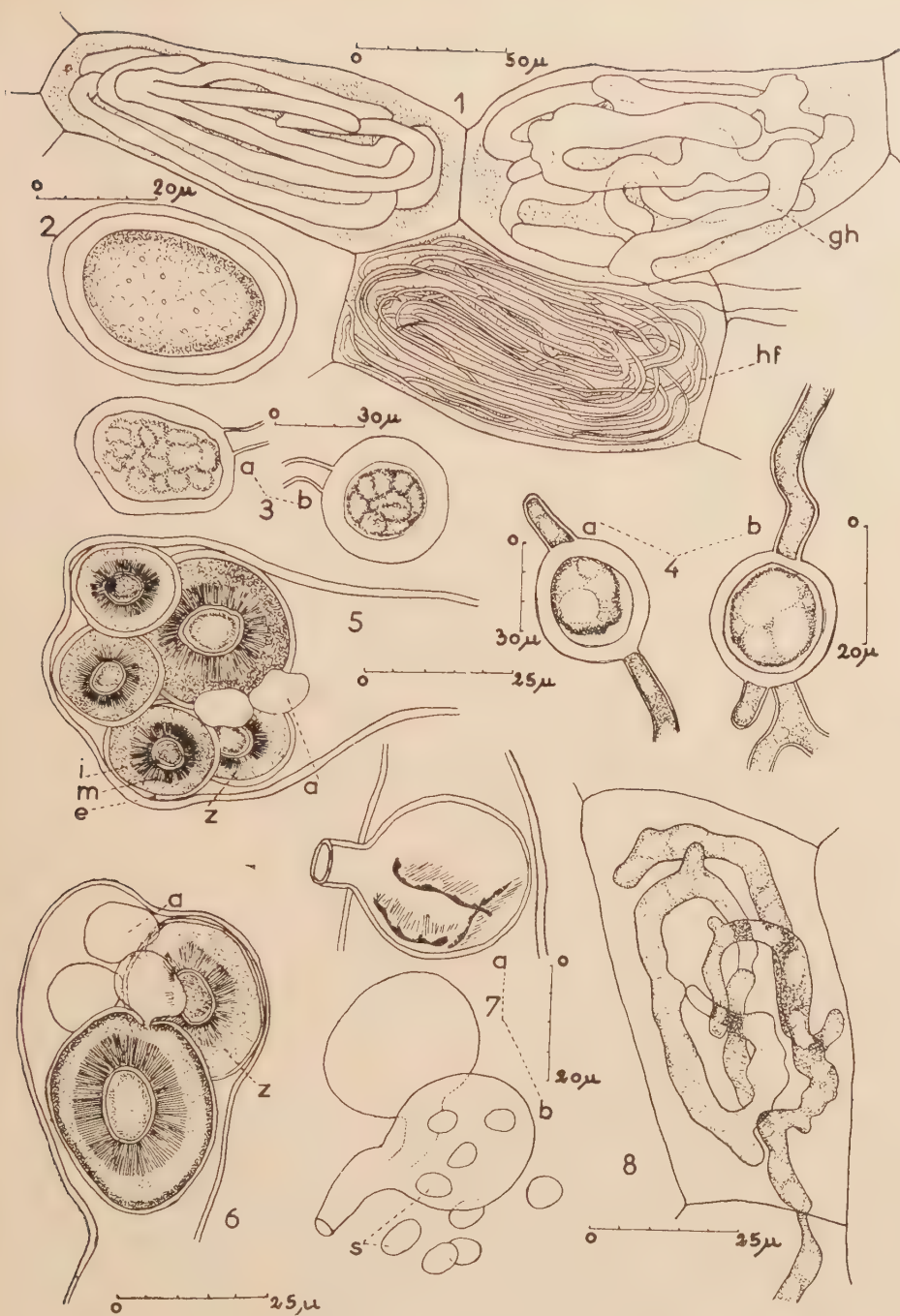


PLANCHE V

HYMENOPHYLLACEAE (suite), LOXSOMACEAE

PLANCHE VI

CYATHEACEAE

FIG. 1. — *Cibotium Schiedei*. Cellule infectée par les hyphes grossièrement pelotonnés du rhizomycète.

FIG. 2. — *C. Schiedei*. Cellule-hôte dont l'endophyte est en cours de phagocytose.

FIG. 3. — *Dicksonia antarctica*. Aspect de quelques cellules envahies.

FIG. 4. — *D. antarctica*. En a et b, lors du passage d'un hyphe (h) la lamelle externe (l e) de la membrane de la cellule-hôte recouvre sur une certaine longueur le filament fongique, isolé de ce fait du protoplasme des cellules qu'il infecte.

FIG. 5. — *Alsophila australis*. Des Knaüelvesikeln.

FIG. 6. — *Hemitelia muricata*. Cellule-hôte infectée par le rhizomycète à hyphes fins.

FIG. 7. — *Dicksonia antarctica*. Röhrentüpfeln ayant la valeur de formations anatomiques normales chez cette Fougère.

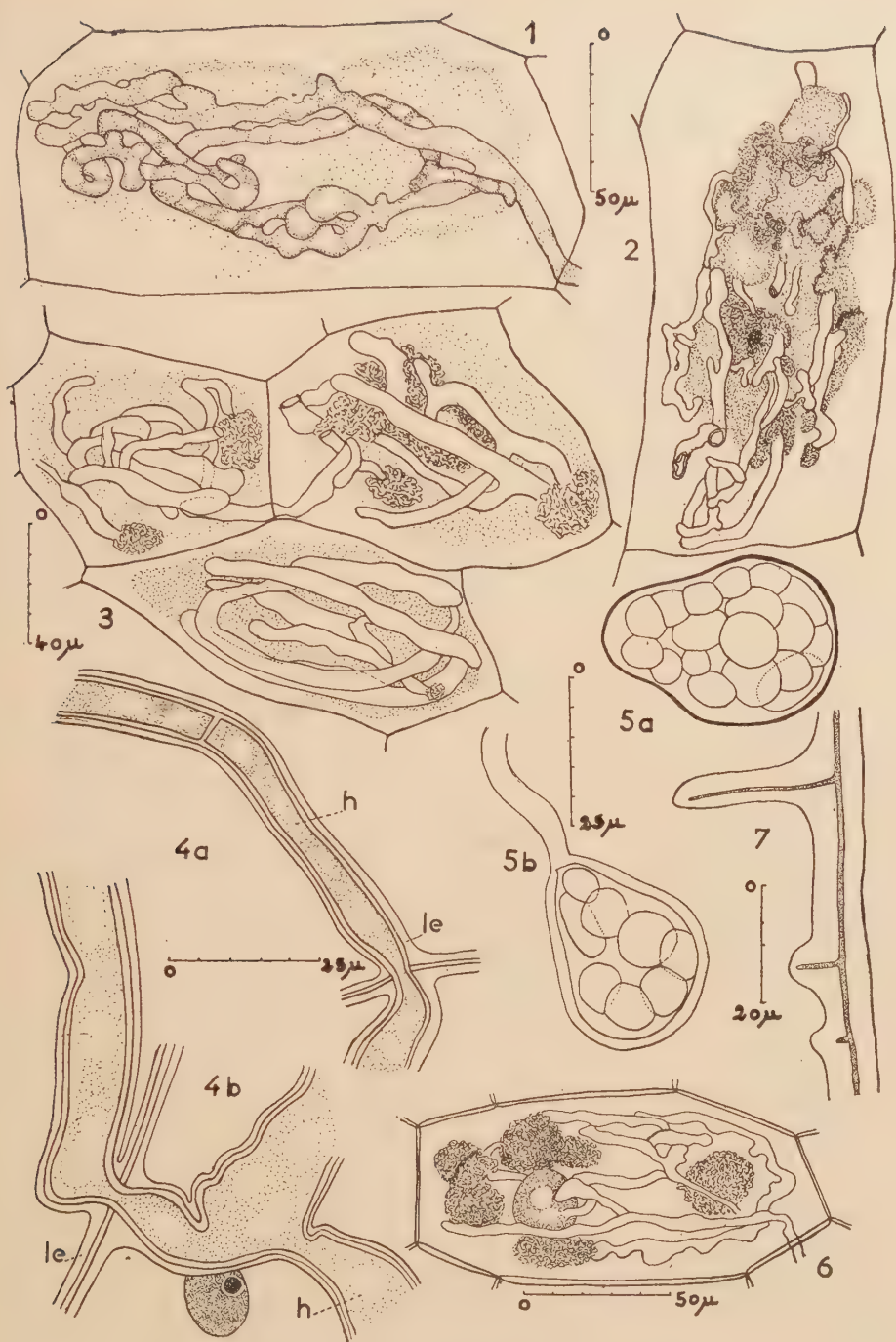


PLANCHE VI
CYATHEACEAE

PLANCHE VII

POLYPODIACEAE (*Davallieae*)

- FIG. 1. — *Nephrolepis exaltata*. Cellules-hôtes renfermant des pelotons lâches d'hyphes sombres.
- FIG. 2. — *N. exaltata*. Coupe transversale montrant le rhizomycète en cours d'élimination. p, rhizomycète phagocyté; h, vestiges d'hyphes.
- FIG. 3. — *N. exaltata*. Toutes les cellules-hôtes de cette plage infectée par le rhizomycète possèdent une ou plusieurs vésicules (v); certaines d'entre elles ont épaissi leur paroi.
- FIG. 4. — *N. exaltata* var. *Rooseveltii*. Une Knaüelvesikel; les éléments intravésiculaires sont indiscutablement nés à partir d'un même hyphe initial.
- FIG. 5. — *N. exaltata* var. *Rooseveltii*. En a : vésicule intracellulaire dont le contenu s'est divisé en nombreuses « spores » (s), environ trente. En b : une autre vésicule à contenu divisé.
- FIG. 6. — *N. exaltata* var. *Rooseveltii*. Une vésicule plissée, vidée, appartenant à une plage d'infection au mycélium encore intact.
- FIG. 7. — *Davallia Moorei*. Cellules-hôtes hébergeant un rhizomycète altéré. m, masses résiduelles de la phagocytose; v, vésicules; a, amidon de la cellule-hôte.
- FIG. 8. — *Lindsaya L'Herminieri*. Peloton dense et ramifié d'hyphes (h) dans une cellule corticale.

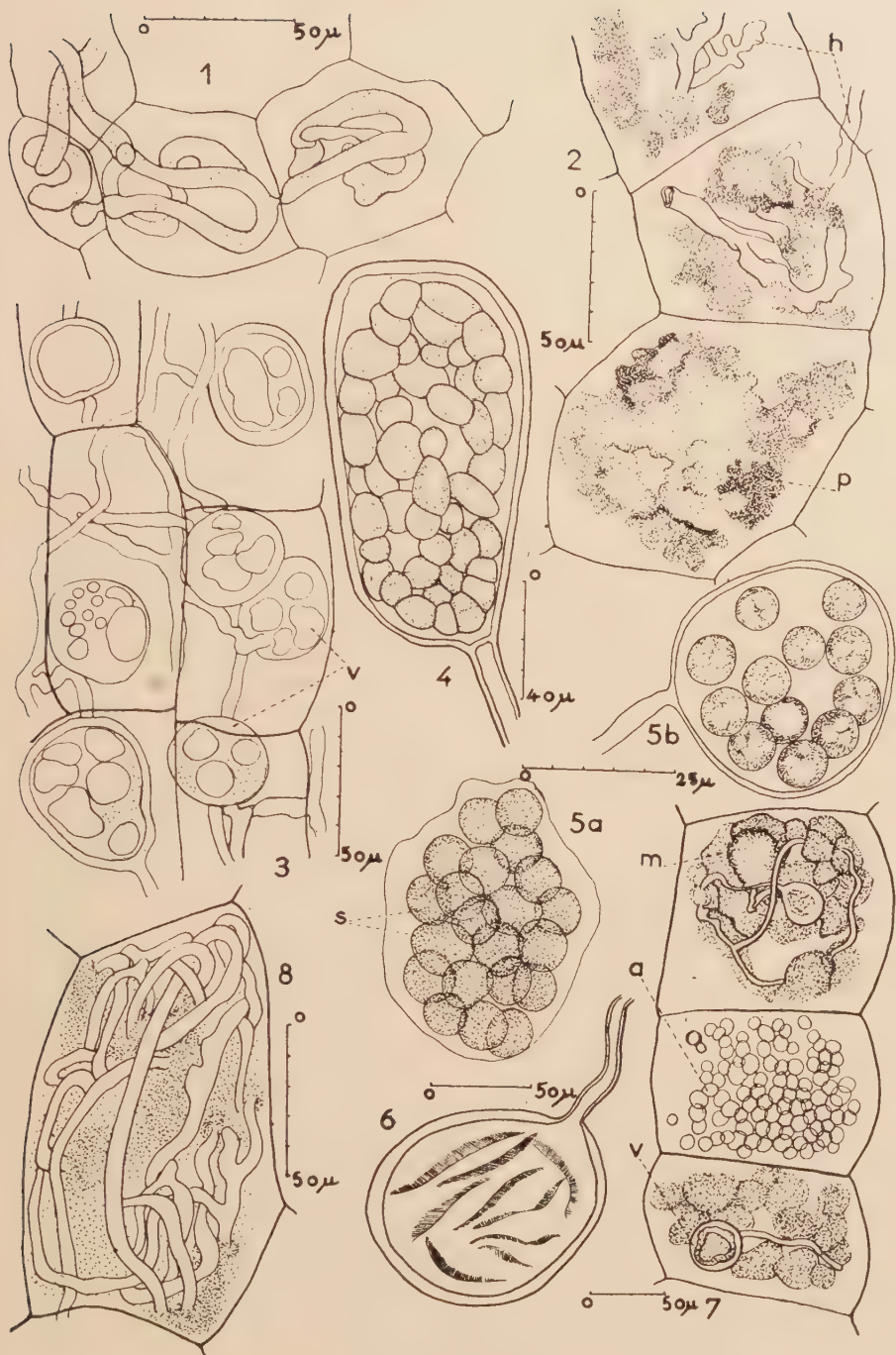


PLANCHE VII
POLYPODIACEAE (Davalliaceae)

PLANCHE VIII

POLYPODIACEAE (Pterideae)

- FIG. 1. — *Pteridium aquilinum*. Portion de coupe longitudinale de racine infectée par le rhizomycète n° 2 du *P. aquilinum*. m, mycélium fin; v, vésicules.
- FIG. 2. — *P. aquilinum*. Cellules-hôtes parcourues par les pelotons du rhizomycète n° 4 du *P. aquilinum*.
- FIG. 3. — *P. aquilinum*. Début de lyse du rhizomycète par l'hôte. Les gros troncs mycéliens (h) sont encore intacts; les fins arbuscules latéraux (a) sont déjà altérés.
- FIG. 4. — *P. aquilinum*. Arbuscule « coralloïde ». Les ultimes ramifications (r) de l'hyphe initial sont courtes, massives, groupées en une « pseudo-griffe ».
- FIG. 5. — *P. aquilinum*. En a et b, deux aspects de vésicules dont le contenu s'est divisé en « spores ».
- FIG. 6. — *P. aquilinum*. Une vésicule vide et plissée, localisée parmi les pelotons d'hyphe encore intacts.
- FIG. 7. — *P. aquilinum*. Le filament (h) a tenté de perforer la membrane (M) de la cellule-hôte; arrêté par une différenciation de la lamelle externe (e) de cette membrane, il a repris sa croissance dans la direction (d) et se heurte à nouveau à la membrane de la cellule-hôte M' en un point (b).
- FIG. 8. — *Pytirogramma calomelanos*. Vésicules nombreuses dans une cellule-hôte; elles constituent de nombreuses gouttes huileuses.

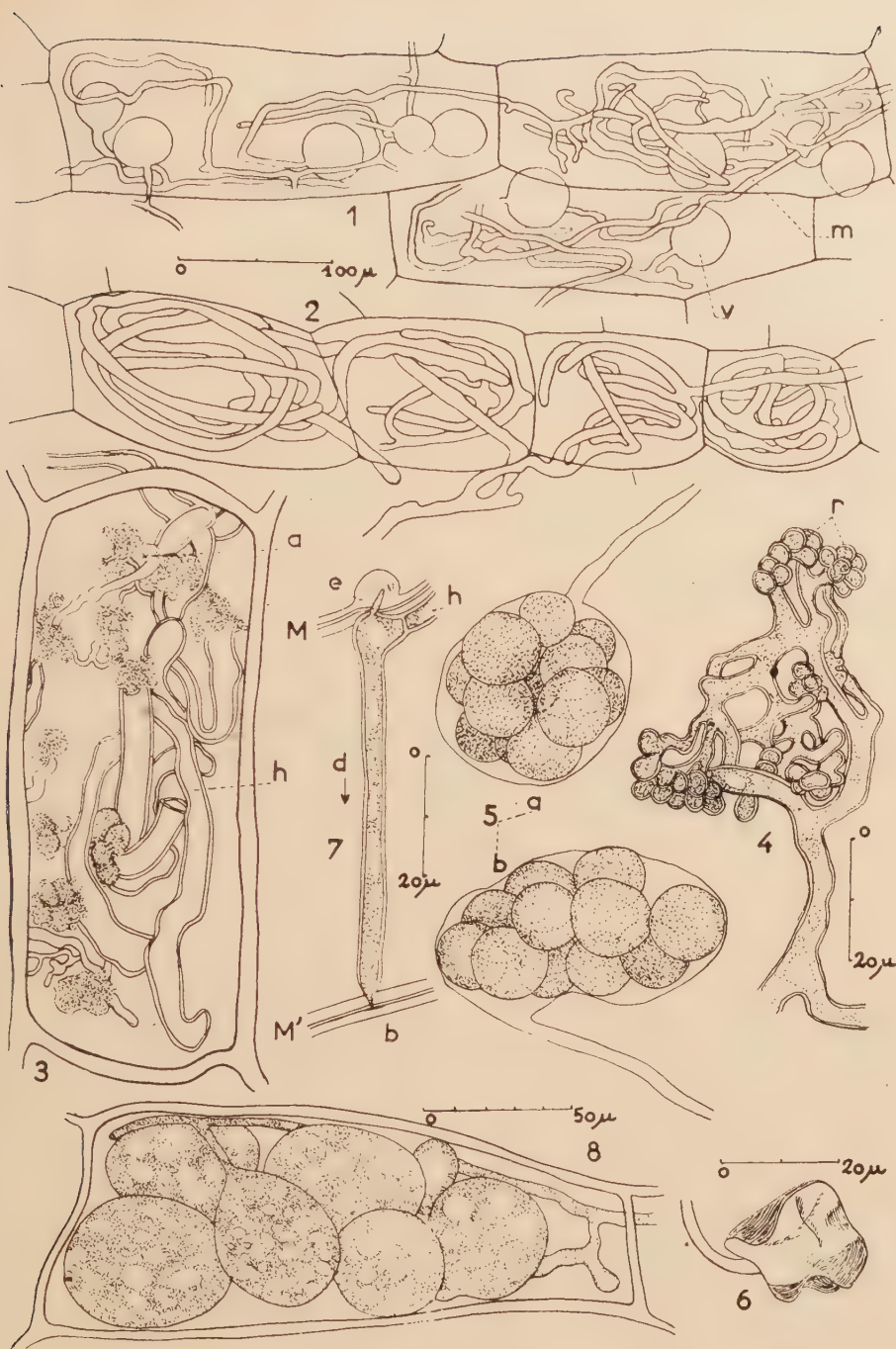


PLANCHE VIII
POLYPODIACEAE (Pterideae)

PLANCHE IX

POLYPODIACEAE (Asplenieae)

- FIG. 1. — *Blechnum spicant*. Infection et extension du rhizomycète dans les cellules corticales.
- FIG. 2. — *B. spicant*. Portion de cellule-hôte montrant des hyphes fongiques sains.
- FIG. 3. — *B. spicant*. Portion de cellule-hôte où le mycélium, considérablement hypertrophié, a éclaté et s'est vidé dans la cellule, réalisant le phénomène de « ptyophagie précoce ».
- FIG. 4. — *B. spicant*. A la tentative de traversée de la membrane (M) par l'hyphe (h), l'hôte a répondu par la production d'un Röhrentüpfel (R).
- FIG. 5. — *B. opacum*. Une cellule infectée. Le mycélium (m) produit des vésicules intercalaires (v) ou terminales (v').
- FIG. 6. — *B. opacum*. Une Knaüelvesikel. L'alignement des éléments permet de reconstituer aisément une partie du trajet (indiqué par un trait pointillé) de l'hyphe qui a proliféré dans la vésicule normale initiale.
- FIG. 7 et 8. — *Doodia caudata*. Quelques vésicules à paroi très épaisse. La paroi de deux d'entre elles supporte des procès coniques ou Röhrentüpfeln (R).
- FIG. 9. — *D. caudata*. Infection et extension du rhizomycète.

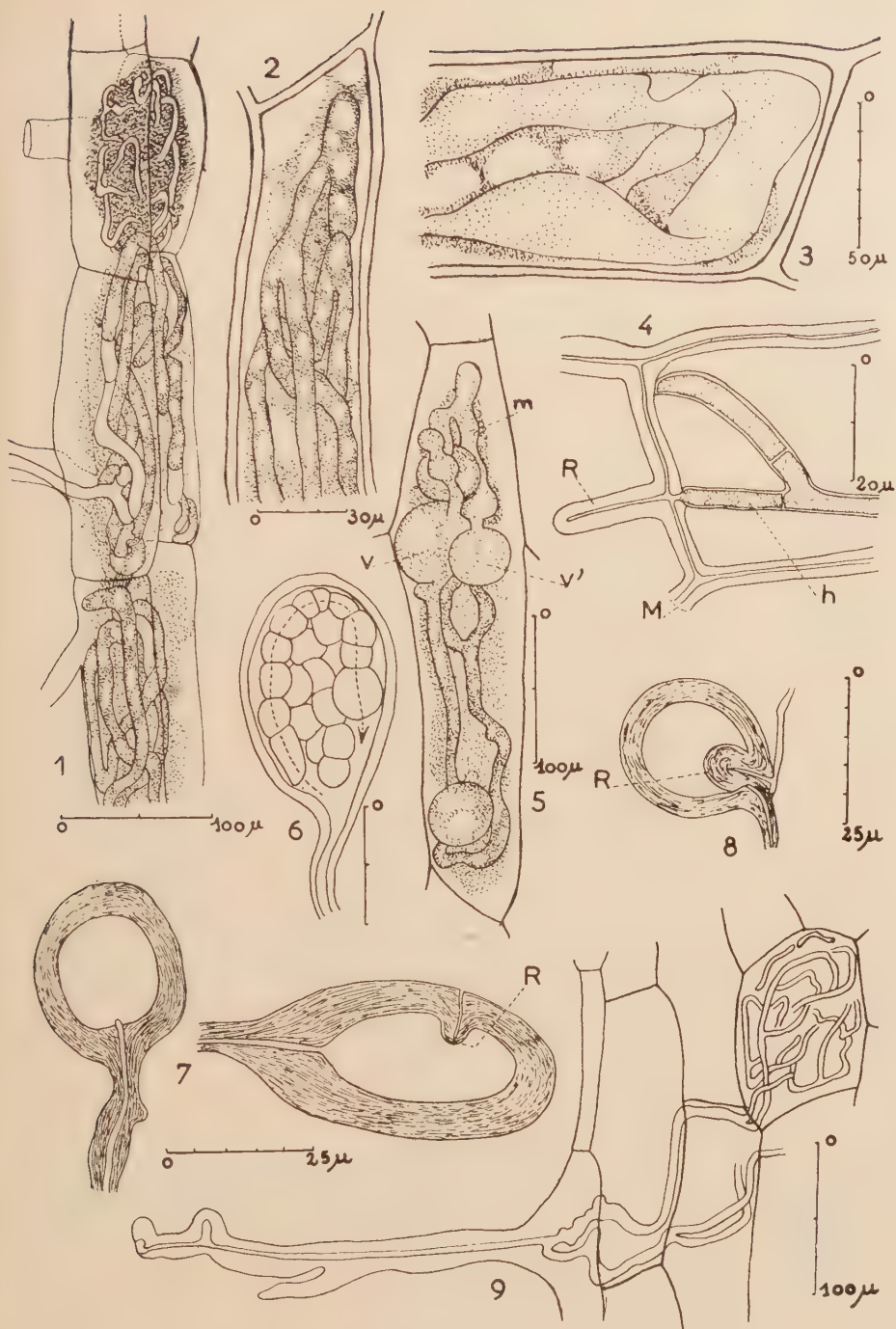


PLANCHE IX

POLYPODIACEAE (*Asplenieae*)

PLANCHE X

POLYPODIACEAE

(Dryopteridoideae, Acrosticheae)

- FIG. 1. — *Polystichum aculeatum*. Cellules-hôtes où l'endophyte a différencié des vésicules nombreuses.
- FIG. 2. — *P. Filix mas*. Portion d'une cellule-hôte hébergeant les hyphes d'un champignon du groupe des Basidiomycètes.
- FIG. 3. — *P. Filix mas*. En a et b, fragments d'hyphes riches en noyaux. Coloration par l'hématoxyline-éosine.
- FIG. 4. — *P. Filix mas*. Mycélium de *Rhizoctonia* se renflant en éléments moniliformes dans une cellule corticale périphérique.
- FIG. 5. — *P. Filix mas*. Des Röhrentüpfeln sont nés sur une membrane (M) contre laquelle chemine un hyphe de rhizomycète (h).
- FIG. 6. — *P. Filix mas*. Aspect typique d'une cellule infectée par l'endophyte du type « phycomycétoïde ».
- FIG. 7. — *P. Filix mas*. Début de formation d'une Knaüelvesikel. Nous avons indiqué en trait pointillé le raccord probable de l'hyphe avec le pédicelle de la vésicule.
- FIG. 8. — *Cheiropleuria bicuspis*. Aspect d'une cellule infectée.
- FIG. 9. — *Elaphoglossum hybridum*. Sommet d'un poil hypertrophié par un zygote de Chytridiale. p, paroi du poil; couches successives de la membrane très épaisse du zygote : e, externe; m, moyenne; i, interne.

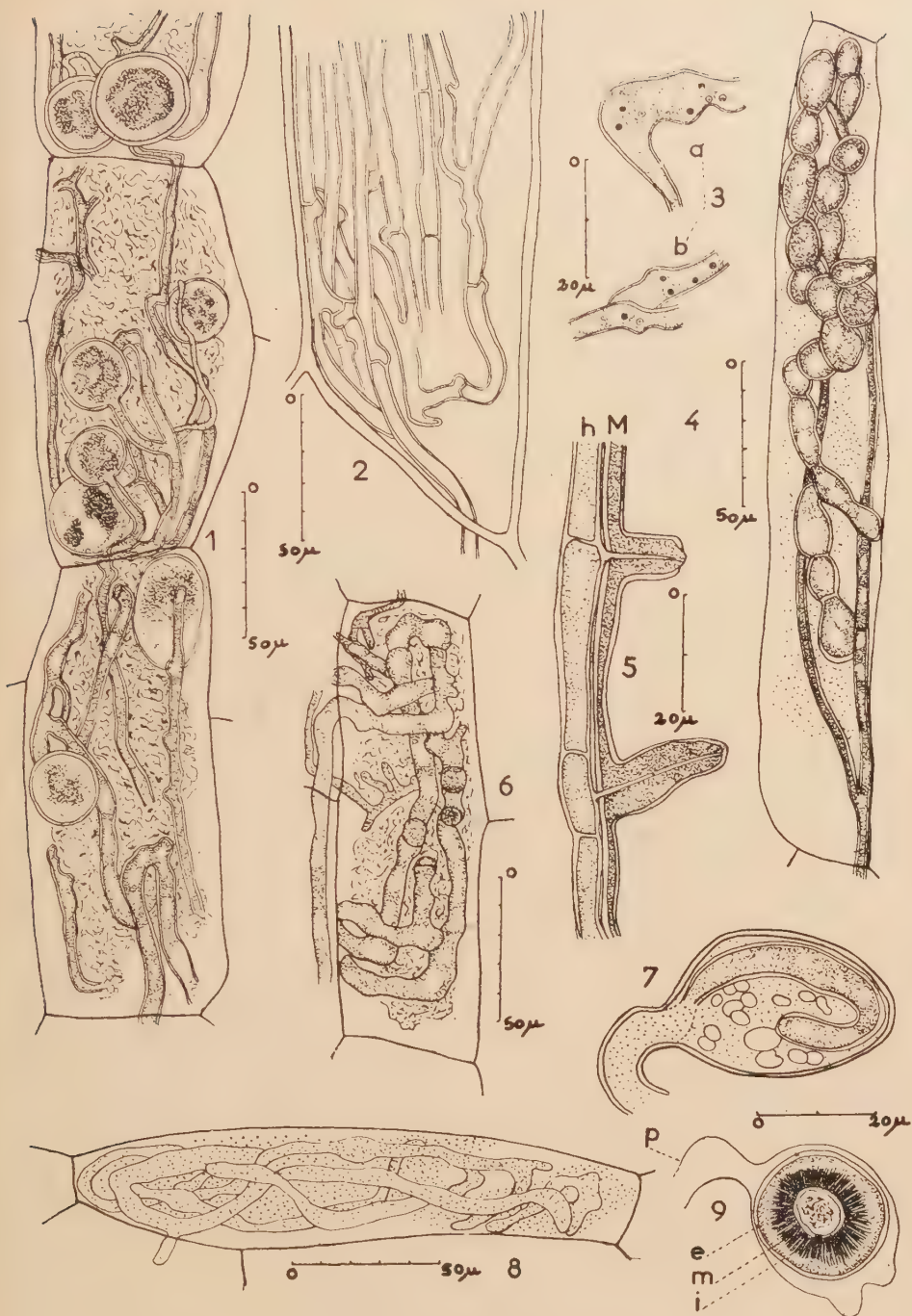


PLANCHE X
 POLYPODIACEAE
 (Dryopteridoideae, Acrosticheae)

PLANCHE XI

EQUISETACEAE, LYCOPODIACEAE

- FIG. 1. — *Equisetum arvense*. Endophyte intracellulaire producteur de vésicules (v).
- FIG. 2. — *E. trachyodon*. Endophyte intracellulaire pelotonné, à fausses cloisons (c).
- FIG. 3. — *E. hiemale* var. *occidentale*. Deux aspects de vésicules.
- FIG. 4. — *E. scirpoides*. Rhizomycète à mycélium fin infectant une cellule corticale.
- FIG. 5. — *Lycopodium obtusifolium*. En a, cellule-hôte renfermant cinq vésicules ovoïdes, vides, sans lien avec un mycélium. En b, vésicules groupées dans une cellule-hôte. Leur membrane (m) laisse voir à l'intérieur un contenu dense, granuleux.
- FIG. 6. — *L. setaceum*. Vésicules intracellulaires à paroi mince montrant un contenu opaque et granuleux.
- FIG. 7. — *L. alpinum*. Deux cellules corticales hébergeant des pelotons d'hyphes aseptés de fort calibre.
- FIG. 8. — *L. verticillatum*. Rhizomycète pelotonné dans les cellules-hôtes. M, membrane des cellules-hôtes; h, hyphes fongiques.

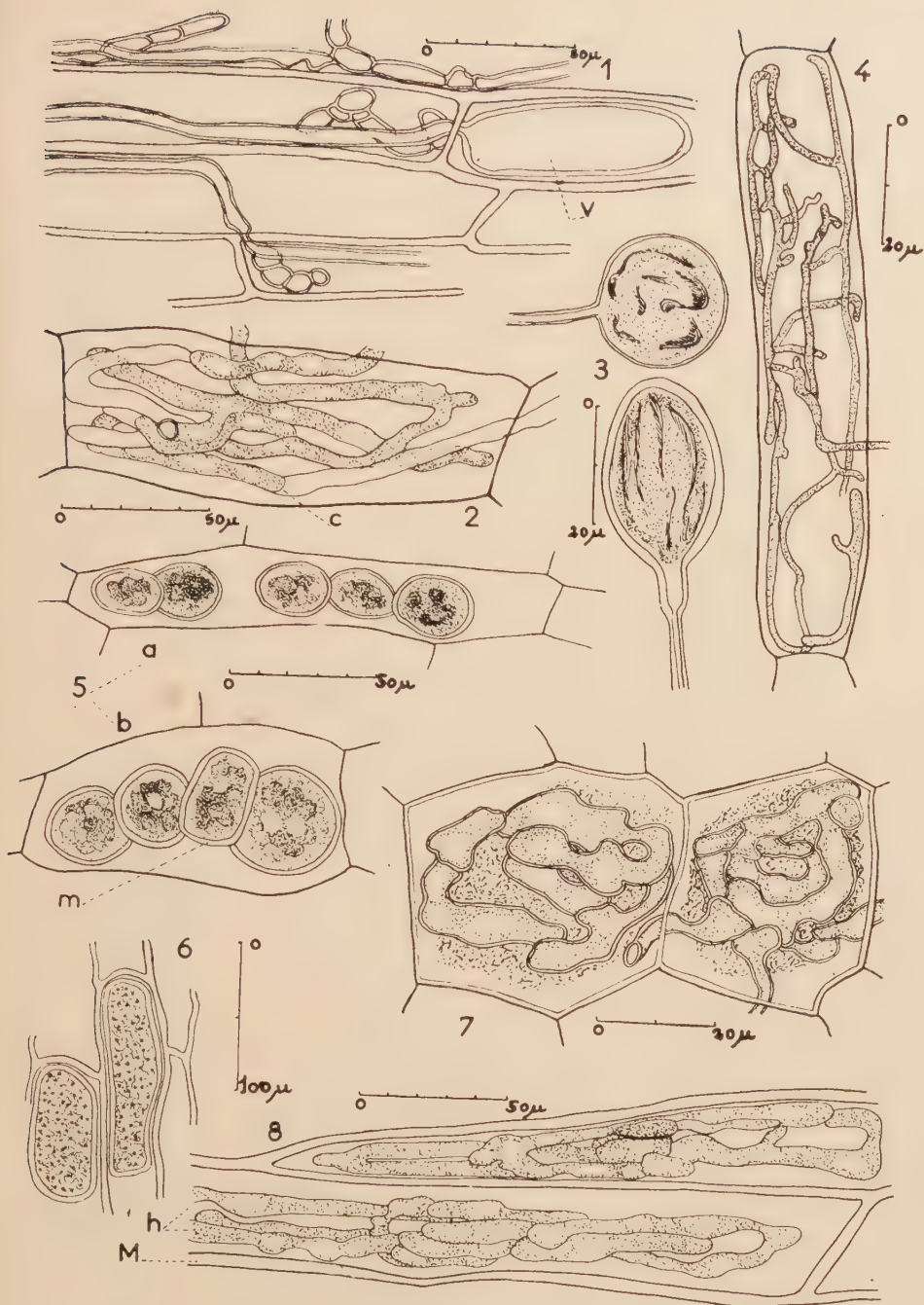


PLANCHE XI

EQUISETACEAE, LYCOPODIACEAE

PLANCHE XII

SELAGINELLACEAE, PSILOTACEAE

- FIG. 1. — *Selaginella Wildenovii*. Aspect caractéristique de l'infection. m', mycélium intracellulaire; m, mycélium intercellulaire; v, vésicules gorgées d'huile.
- FIG. 2. — *S. Emmeliana*. Infection et extension du rhizomycète.
- FIG. 3. — *S. Kraussiana* var. *aurea*. Pénétration et début de lyse dans les cellules-hôtes.
- FIG. 4. — *S. helvetica*. Résidus de la phagocytose du rhizomycète.
- FIG. 5. — *Tmesipteris tannensis*. Une cellule infectée par le rhizomycète aux hypes de fort calibre. Quelques masses (m) annoncent le début de la réaction de l'hôte.
- FIG. 6. — *Psilotum triquetrum*. Peloton dense d'hyphes fins dans une cellule du rhizome. Le noyau de la cellule-hôte est en N.
- FIG. 7. — *P. triquetrum*. Des vésicules (v) ont été différenciées par l'endophyte. Les grosses masses brunâtres centrales (m) sont les vestiges d'une abondante infection.
- FIG. 8. — *Tmesipteris tannensis*. Deux vésicules différenciées par l'endophyte à gros hyphes.



PLANCHE XII

SELAGINELLACEAE, PSILOTACEAE

BIBLIOGRAPHIE

1. ASAI (T.). — Ueber das Vorkommen und die Bedeutung der Wurzelpilze in den Landpflanzen. *Jap. Journ. of Bot.*, 1934, 7, 107-150.
2. BAKER (J.-G.). — Handbook of the Fern-Allies. G. Bell and Sons, édit., London, 1 vol., 1887, 159 p.
3. BAUKE (H.). — Entwicklungsgeschichte des Prothalliums bei den Cyatheaceen. *Jahrb. f. Wiss. Bot.*, 1876, 10, 49-116.
4. BECKER (Y.) & GUYOT (L.). — Sur une particularité fonctionnelle des exsudats racinaires de certains végétaux. *C.R. Acad. des Sc.*, 1951, 232, 1585-1587.
5. BECQUEREL (P.). — Développement de la Fougère mâle en culture pure aseptique à partir de la spore. *C.R. Acad. des Sc.*, 1931, 192, 1265-1267.
6. BECQUEREL (P.). — La théorie du télome est-elle conforme à la constitution et à l'évolution des plantes vasculaires ? *C.R. Acad. des Sc.*, 1954, 238, 312-314.
7. BERNARD (Noël). — L'évolution dans la symbiose. Les Orchidées et leurs champignons commensaux. *Ann. Sc. Nat., bot.*, 1909, 9^e série, 9, 1-196.
8. BERNARD (Noël). — Sur la fonction fongicide des bulbes d'Ophrydées. *Ann. Sc. Nat., bot.*, 1911, 9^e série, 14, 221-234.
9. BERNARD (Noël). — Les mycorrhizes des *Solanum*. *Ann. Sc. Nat., bot.*, 1911, 9^e série, 14, 235-258.
10. BERNARD (Noël). — Principes de Biologie végétale. 2 vol., Alcan, édit., Paris, 1921.
11. BERTRAND (Ch.-Eug.). — Recherches sur les Tmésiptéridées. *Arch. bot. Nord de la Fr.*, 1885, 1, 1-350.
12. BOULLARD (B.). — Champignons endophytes de quelques Fougères indigènes et observations relatives à *Ophioglossum vulgatum* L. *Le Botaniste*, 1951, sér. 35, 257-280.
13. BOULLARD (B.). — Nouvelles observations relatives à l'infection expérimentale des plantules d'*Hedera Helix* L. *Bull. Soc. bot. de Fr.*, 1954, 101, 361-363.
14. BOWER (F. O.). — The Ferns (Filicales). Cambridge Univ. Press, édit., 3 volumes, 1923.

15. BRITTON (E. G.) & TAYLOR (A.). — Life history of *Schizaea pusilla*. *Bull. Torrey bot. Club*, 1901, **28**, 1-19.
16. BRUCHMANN (H.). — Das Prothallium von *Lycopodium* Bot. *Centralbl.*, 1885, **21**, 23-28.
17. BRUCHMANN (H.). — Untersuchungen über *Selaginella spinulosa*. Perthes, édit., Gotha, 1897, 64 p.
18. BRUCHMANN (H.). — Ueber die Prothallien und die Keimpflanzen mehrerer europäischer Lycopodien, und zwar über die von *Lycopodium clavatum*, *L. annotinum*, *L. complanatum* und *L. Selago*. 1 vol., Perthes, édit., Gotha, 1898, 119 p.
19. BRUCHMANN (H.). — Ueber das Prothallium und die Keimpflanzen von *Ophioglossum vulgatum* L. *Bot. Zeit.*, 1904, **62**, 227-247.
20. BRUCHMANN (H.). — Das Prothallium von *Lycopodium complanatum* L. *Bot. Zeit.*, 1908, **66**, 169-181.
21. BRUCHMANN (H.). — Ueber das Prothallium und die Sporenpflanzen von *Botrychium lunaria* Sw. *Flora*, 1906, **96**, 203-230.
22. BRUCHMANN (H.). — Von den Vegetationorganen der *Selaginella Lyallii* Spring. *Flora*, 1908, **99**, 436-464.
23. BRUCHMANN (H.). — Ueber *Selaginella Preissiana* Spring. *Flora*, 1909, **100**, 288-293.
24. BRUCHMANN (H.). — Die Keimung der Sporen und die Entwicklung der Prothallien von *Lycopodium clavatum* L., *L. annotinum* L., und *L. Selago* L. *Flora*, 1910, N.F. **1**, 220-267.
25. BURGEFF (H.). — Mycorrhiza. In *Manual of Pteridology*. Verdoorn, édit., La Haye, 1948, chap. V, 159-191.
26. BUSICH (E.). — Die endotrophe Mycorrhiza der *Asclepiadaceae*. *Verhandl. d. Zool.-Bot. Gesell.*, Wien, 1913, **63**, 240-264.
27. BUTLER (E. J.). — The occurrence and systematic position of the vesicular-arbuscular type of mycorrhizal fungi. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 1939, **12**, 274-301.
28. CAILLEAU (M.). — Contribution à l'étude de la connaissance de la croissance des organes souterrains de l'*O. vulgatum* L. *Bull. Soc. bot. de Fr.*, 1951, **98**, 31-33.
29. CAMPBELL (D. H.). — The structure and development of Mosses and Ferns. 1 vol., The Mac Millan Co, édit., New-York, 1905, 657 p.
30. CAMPBELL (D. H.). — Germination of the spores of *Ophioglossum*. *Ann. of Bot.*, 1906, **20**, 321.
31. CAMPBELL (D. H.). — Studies on the Ophioglossaceae. *Ann. Jard. bot. de Buitenzorg*, 1907, 2^e série, **21**, 138-194.
32. CAMPBELL (D. H.). — The prothallium of *Kaulfussia* and *Gleichenia*. *Ann. Jard. bot. de Buitenzorg*, 1908, 2^e série, **22**, 69-102.
33. CAMPBELL (D. H.). — Symbiosis in Fern Prothallia. *The Amer. Nat.*, 1908, **42**, 154-165.
34. CAMPBELL (D. H.). — The *Eusporangiatae*. The comparative morphology of the *Ophioglossaceae* and *Marattiaceae*. Carnegie Inst. Washington Public., 1911, **140**, 229 p.

35. CHRISTENSEN (Carl). — Index Filicum. Hafniae 1906. Supplementa; 1913, I; 1917, II; 1934, III.
36. CLARKE (H. M.). — Observations on members of the genus *Lyco-podium*. I. Germination of gemmae of *L. lucidulum*. *Amer. Fern Journ.*, 1953, **43**, 104-109.
37. COPELAND (E. B.). — Genera Hymenophyllacearum. *Phil. Journ. of Sc.*, 1939, **70**, 158-188.
38. CORDEMOY (H. J. de). — Sur les mycorrhizes des racines latérales des Poivriers. *C.R. Acad. des Sc.*, 1904, **139**, 83-85.
39. COSTANTIN (J.). — Cultures asymbiotiques du *Psilotum triquetrum*. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 1936, 10^e série, **18**, 93-94.
40. CRIE (L.). — Nouveaux éléments de Botanique. 2^e édit., Douin, édit., Paris, 1900.
41. DANGEARD (P. A.). — Mémoire sur la morphologie et l'anatomie des *Tmesipteris*. *Le Botaniste*, 1890-1891, série 2, 163-222.
42. DANGEARD (P. A.). — Notes sur les mycorrhizes endotrophiques. *Le Botaniste*, 1890-1891, série 2, 224-228.
43. DANGEARD (P. A.). — Sur un nouveau moyen de défense très curieux de certaines Desmidiées contre les parasites de la famille des Chytridiacées. *Le Botaniste*, 1937, série 28, 187-200.
44. DARRAH (W. C.). — Principles of Palaeobotany. *Chronica botanica* C°, édit., Waltham, Mass., U. S. A., 1 vol., 1939, 240 p.
45. DEMOLON (A.). — Contribution à l'étude de la symbiose bactérienne chez les Légumineuses. *Rev. Gén. de Bot.*, 1951, **58**, 489-519 et seq.; 1952, **59**, 42-64 et seq.
46. DOMINIK (T.) & TRUSZKOWSKA (W.). — (En polonais) Contribution à l'étude des mycorrhizes de quelques Fougères. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 1947, **13**, 45-64.
47. DURIEU DE MAISONNEUVE. — Extraits d'une lettre de M. Durieu de Maisonneuve à M. J. Gay. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1857, **4**, 152-153.
48. DUVAL-JOUVE (J.). — Histoire naturelle des *Equisetum* de France. Baillière, édit., Paris, 1 vol., 1864, 296 p.
49. EAMES (A. J.). — Morphology of Vascular Plants : Lower Groups. Mac Graw Hill Book C°, édit., New-York, 1 vol., 1936, 433 p.
50. EICHWALD. — *Lethaea Rossica*. I. Stuttgart, 1860.
51. EMBERGER (L.). — Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants. Masson et C^{ie}, édit., Paris, 1 vol., 1944, 480 p.
52. FRANK (A. B.). — Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. *Ber. d. d. Bot. Ges.*, 1885, **3**, 128-145.
53. FRANK (A. B.). — Ueber neue Mycorrhiza-Formen. *Ber. d. d. Bot. Ges.*, 1887, **5**, 395-409.
54. FRITEL (P. H.) & VIGUIER (R.). — Sur un Champignon des *Equisetum* fossiles. *Rev. Gén. de Bot.*, 1909, **21**, 143-146.
55. GALLAUD (I.). — Etude sur les mycorrhizes endotrophes. *Rev. Gén. de Bot.*, 1905, **17**, 5-48 et seq.

56. GOEBEL (K.). — Ueber Prothallien und Keimpflanzen von *Lycopodium inundatum*. *Bot. Zeit.*, 1887, **45**, 161-167 et 177-190.
57. GOIDANICH (G.). — Caratteristiche morfologiche e culturali di un micete isolato dai cereali in rapporto al problema della microflora micorriziale endotrofica. *Nuov. Giorn. Bot. Ital.*, 1946, **53**, 270-283.
58. GREVILLIUS (A. Y.). — Ueber Mykorrhizen bei der Gattung *Botrychium* nebst einigen Bemerkungen über das Auftreten von Wurzelsprossen bei *B. virginianum*. *Flora*, 1895, **80**, 445-453.
59. GROOM (P.). — On *Thismia Aseröe* and its mycorrhiza. *Ann. of Bot.*, 1895, **9**, 327-351.
60. GUNNAR-ANDERSON. — Zur Pflanzengeographie der Arktis. *Hettner geogr. Zeitschr.*, 1902, **8**, 19-42.
61. GUNNEWIG (J.). — Beiträge zur Kenntniss und Bedeutung des *Lolium*-Pilzes. *Beitr. biol. d. Pfl.*, 1933, **20**, 227-254.
62. HARVEY-GIBBSON (R. J.). — Contribution towards a knowledge of the anatomy of the genus *Selaginella*. *Ann. of Bot.*, 1902, **16**, 449-466.
63. HEIM (R.). — La reproduction chez les Plantes. 1 vol., Coll. Armand Colin, édit., Paris, 1939, p. 139.
64. HESSELMAN (H.). — Om mykorrhizabildningar hos arktische växter. Bihang till. K. Svensk. Vetén. Akad. Handlingar, 1902, **26**, 1-46.
65. HITCHCOCK (A. E.) & ZIMMERMAN (P. V.). — Absorption and movement of synthetic growth substances from soil as indicated by the responses of aerial parts. *Contr. Boyce Thompson Inst.*, 1935, **7**, 477.
66. HØEG (A. O.). — The origin of Vascular Plants. Psilophytales and Nematophytales. Rapport présenté au VIII^e Congr. Int. de Bot., Paris, 1954, sect. 5.
67. HOLLE (H. G.). — Ueber Bau und Entwicklung der Vegetationsorgane der Ophioglosseae. *Bot. Zeit.*, 1875, **19**, 241.
68. HOLLOWAY (J. E.). The experimental cultivation of the gametophytes of *Hymenophyllum pulcherrimum* Col. and *Trichomanes reniforme* Forst. *Ann. of Bot.*, 1930, **44**, 269-284.
69. HOLLOWAY (J. E.). — The gametophyte, embryo and developing sporophyte of *Cardiomanes reniforme* (Forst.) Presl. *Trans. Proc. New-Zeal. Inst.*, 1944, **74**, 196-206.
70. JANSE (J. M.). — Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. *Ann. Jard. Bot. de Buitenzorg*, 1897, **14**, 53-201.
71. JEFFREY (E. C.). — The gametophyte of *Botrychium virginianum*. *Trans. Canad. Inst.*, 1896-1898, **5**, 265-298.
72. JONES (F. R.). — A mycorrhizal fungus in the roots of legumes and some others plants. *Journ. Agric. Res.*, 1924, **29**, 458-470.
73. JOST (L.) & REISS (E.). — Zur Physiologie der Wuchsstoffe. III. *Zeitsch. f. Bot.*, 1938, 53.
74. KELLEY (A. P.). — Mycotrophy in Plants. *Chronica Botanica* C^o édit., Waltham, Mass., U. S. A., 1 vol., 1950, 206 p.

75. KIDSTON (R.) & LANG (W. H.). — On Old Red Sandstone Plants showing structure from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. Part I, *Trans Roy. Soc. Edinburgh*, 1916-1917, **51**, 761-784; 1919-1920, **52**, 603-628; 1919-1920, **52**, 643-680.
76. KOUPREVITCH (V. F.). — (En russe, résumé français.) Action des Plantes Phanérogames sur le substratum par les ferments dégagés de leurs racines. *Essais de Botanique*, Moscou, 1954, 100-109.
77. KRZEMIENIEWSKA (H.) & BADURA (L.). — (En polonais.) Some observations on the mycoflora of beech woods. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 1954, **23**, 545-588.
78. KÜHN (R.). — Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceen und anderer Gefass-Kryptogamen. *Flora*, 1889, **72**, 497-504.
79. KUSANO (S.). — *Gastrodia elata* and its symbiotic association with *Armillaria mellea*. *Journ. College Agric. Univ.*, Tokyo, 1911, **4**, 1-66.
80. LACHMANN (P.). — Structure de la racine des Hyménophyllacées. *Bull. Soc. bot. de Lyon*, avril-juin 1886.
81. LACHMANN (P.). — Contribution à l'histoire naturelle de la racine des Fougères. Thèse. *Ann. Soc. Bot. Lyon*, 1889, 190 p.
82. LANG (W. H.). — Preliminary statement on the prothalli of *Ophioglossum pendulum* L., *Helminostachys zeylanica* Hook. and *Psilotum* sp. *Proc. Roy. Soc. of London*, 1901, **68**, 405-409.
83. LANG (W. H.). — On the prothalli of *Ophioglossum pendulum* and *Helminostachys zeylanica*. *Ann. of Bot.*, 1902, **16**, 23-56.
84. LEITGEB (H.). — *Completozia complens* Lohde, ein in Farnprothallien schmarotzender Pilz. *Sitzber. der K. Akad. d. Wiss., Wien, Math.-Nat. Classe*, 1881, **84**, 288-324.
85. LIGNIER (O.). — Equisétales et Sphénophyllales, leur origine fillicéenne commune. *Bull. Soc. Linn. de Norm.*, 1903, 5^e série, **7**, 93-137.
86. LIHNELL (D.). — Untersuchungen über die Mykorrhizen und die Wurzelpilze von *Juniperus communis*. *Symbol. Bot. Upsal.*, 1939, **3**, 1-141.
87. LOHMANN (M.-L.). — Occurence of Mykorrhiza in Iowa forest Plants. *Univ. Iowa Studies in Nat. Hist.*, 1927, **11**, 5-30.
88. LUERSSEN (Chr.). — Ueber Centrifugales locales Dickenwachstum innerer Parenchym-Zellen der Marattiaceen. *Bot. Zeit.*, 1873, **41**, 641-647.
89. MAC LENNAN (E. I.). — The endophytic fungus of *Lolium*. III. The mycorrhiza on the roots of *L. temulentum* L., with a discussion on the physiological relationships of the organisms concerned. *Ann. of Bot.*, 1926, **40**, 43-68.
90. MAGROU (J.). — La symbiose chez les Plantes. *Bull. Inst. Pasteur*, 1922, 20.
91. MAGROU (J.). — La symbiose chez les Hépatiques. Le *Pellia epiphylla* et son champignon commensal. *Ann. Sc. Nat., bot.*, 1925, 10^e série, **7**, 725-780.

92. MAGROU (J.). — Sur la culture de quelques champignons de mycorrhizes à arbuscules et à vésicules. *Rev. Gén. de Bot.*, 1940, **53**, 49-77.
93. MAGROU (J.), DOUCHEZ (Y.) & SÉGRÉTAİN (G.). — Symbiose de la Pomme de terre avec les endophytes de diverses plantes. *Ann. Inst. Pasteur*, 1943, **69**, 246-248.
94. MAGROU (J.). — La symbiose, facteur d'évolution dans le règne végétal. *Rev. des Quest. Scient.*, 20 août 1948, p. 340.
95. MAHABALE (T. S.). — Prothalli of *Ceratopteris Thalictroides*. *Bot. Gaz.*, 1948, **109**, 349-354.
96. MANGIN (L.). — Recherches sur les Péronosporées. *Soc. Hist. nat. Autun*, 1895, 8^e bulletin, 55-108.
97. MARIAT (F.). — Recherches sur la physiologie des embryons d'Orchidées. *Rev. Gén. de Bot.*, 1952, **59**, 324-377.
98. MC LENNAN (Miss E.). — The endophytic fungus of *Lolium*. II. *Ann. of Bot.*, 1926, **40**, 43-68.
99. METTENIUS (G.). — Ueber die *Hymenophyllaceae*. *Abhandl. d. K. Sächs. Ges. Math. Phys. Cl.*, Leipzig, 1864, **7**, p. 401.
100. MOREAU (F. & M^{me}). — Le développement en vésicules du thalle des Saprologniées. *Ann. Sc. Nat. bot.*, 1937, 10^e série, **19**, 409-411.
101. MOREAU (F. & M^{me}). — Sur le développement des périthèces du *Chaetomium elatum* Kunze. *Rev. de Mycol.*, 1954, **19**, 167-171.
102. MOREAU (F.). — Les Champignons: Lechevalier, édit., Paris, vol. I, 1952, 940 p.; vol. II, 1954, 1.120 p.
103. MOTTIER (D. M.). — On the occurrence of an endophytic fungus in the prothallia of *Osmunda Claytoniana* L. *Proc. Ind. Acad. of Sc.*, 1926, **36**, 229-230.
104. NAGELI (C.) & LEITGEB (H.). — Entstehung und Wachstum der Wurzeln. *Beitr. z. Wiss. Bot.*, 1868, **4**, 73-160.
105. NAKAI (T.). — An observation on the gametophyte of *Cheiropleuria bicuspidis* var. *integrifolia*. *Bot. Mag.*, Tokyo, 1933, **47**, 1-5 et 63-64.
106. NIETHAMMER (A.). — Die mikroskopischen Boden-Pilze. Junk, édit., Gravenhage, 1937.
107. PEYRONEL (B.). — Fructification de l'endophyte à arbuscules et à vésicules des mycorrhizes endotrophes. *Bull. Soc. Mycol de Fr.*, 1923, **39**, 119-126.
108. PEYRONEL (B.). — Prime ricerca sulle micorize endotrofiche e sulla microflora radicolare normale delle fanerogame. *Mem. d. R. Staz. di Patol. veget.*, Roma, 1924.
109. PEYRONEL (B.). — Le *Endogone* quali produttrici di micorize endotrofiche nelle fanerogame alpestri. *Nuov. Giorn. Bot. Ital.*, 1937, **54**, 584-586.
110. PEYRONEL (B.). — Luce, humus e micorrizia. *Atti d. R. Accad. d. Sc. d. Torino*, 1939-1940, **75**, 13 p.
111. PICCONE (A.). — Notizie e osservazioni supra l'*Isoetes Duriacii* Bory. *Nuov. Giorn. Bot. Ital.*, 1876, **7**, p. 357.

112. PILET (P. E.). — Contribution à l'étude des hormones de croissance (auxines) dans la racine de *Lens culinaris* Med. *Mém. Soc. Vaud. des Sc. Nat.*, 1951, **64**, 137-244.
113. POIRAULT (G.). — Sur l'*Ophioglossum vulgatum* L. *Journ. de Bot.*, 1892, **6**, 69-76.
114. POIRAULT (G.). — Recherches anatomiques sur les Cryptogames vasculaires. *Ann. des Sc. Nat., bot.*, 1893, 7^e série, **18**, 113-256.
115. PRILLIEUX (E.). — Observations sur le mode de végétation du *Neottia nidus-avis*. *Bull. Soc. bot de Fr.*, 1857, **4**, 41-43.
116. RAYNER (M. C.). — Mycorrhiza. *The New Phytol.*, 1926, **25**, 1-50 et seq.; 1927, **26**, 22-45 et seq.
117. REED (H. L.) & FRÉMONT (Th.). — Les arbuscules des mycorrhizes endotrophes. *C.R. Soc. de Biol.*, 1934, **116**, 201-202.
118. ROTHMALER (W.). — Pteridophyten-Studien. I. *Feddes Repertorium*, 1944, **54**, 55-82.
119. RUSSOW (Ed.). — Vergleichende Untersuchungen der Leitbündel-Kryptogamen mit Berücksichtigung der Histologie des Phanerogamen. *Mem. Acad. Imp. Sc. St-Petersbourg*, 1872, 7^e série, **19**, 1-118.
120. SAMPSON (K.). — Note on a sporeling of *Phylloglossum* attached to a prothallus. *Ann. of Bot.*, 1916, **30**, 605-607.
121. SAMUEL (G.). — Note on the distribution of Mycorrhiza. *Trans. Proc. Roy. Soc. South Australia*, 1926, **50**, 245-246.
122. SCHOPFER (W. H.). — Remarque à la suite d'une communication de M^{me} Hurel-Py. *Année Biol.*, 1950, **54**, p. 275.
123. SEWARD (A. C.). — Fossil Plants. Cambridge Univ. Press, édit. vol. I, 1898, 452 p.; vol. II, 1910, 624 p.; vol. III, 1917, 656 p.
124. SHIBATA (K.). — Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen. *Jahrb. f. Wiss. Bot.*, 1902, **37**, 642-684.
125. SKEPPSTEDT (A.). — An investigation of the *Dryopteris Linnaeana* mycorrhiza with special reference to the vesicle problem. *Svensk. bot. Tidskr.*, 1952, **46**, 454-483.
126. SOLMS-LAUBACH (H. G. de). — Der Aufbau des Stockes von *Psilotum triquetrum* und dessen Entwicklung aus der Brutknospe. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, 1884, **4**, 139-194.
127. STAHL (E.). — Der Sinn der Mycorrhizenbildung, eine vergleichende biologische Studie. *Jahrb. f. Wiss. Bot.*, 190, **34**, 539-568.
128. STAHL (M.). — Die Mycorrhiza der Lebermoose mit besonderer Berücksichtigung der Thallosoen-Formen. *Planta*, 1949, **37**, 103-148.
129. STARK (N. V.). — Ueber die Mycorrhiza von *Angiopteris*. *Bull. Jard. Bot. Rep. Russe*, 1925, **24**, 141-144.
130. STOCKEY (A. G.). — Reproductive structures of the gametophyte of *Hymenophyllum* and *Trichomanes*. *Ann. of Bot.*, 1948, **109**, 363-380.
131. STOCKEY (A. G.) & ATKINSON (L. R.). — The gametophyte of

- Cheiropleuria bicuspis* (Bl.) Presl, *Phytomorphology*, 1954, **4**, 191-201.
132. STREMSKA (J.). — Bibliografia prac z zakresu mikoryzylata 1758-1953. *Acta Microbiol. Pol.*, 1954, **3**, 155-194.
133. TERNETZ (Ch.). — Ueber die Assimilation des atmosphärischen Stickstoffe durch Pilze. *Jahrb. f. Wiss. Bot.*, 1907, **44**, 353-408.
134. THOMAS (A. P. W.). — Preliminary account on the prothallus of *Phylloglossum*. *Proc. Roy. Soc. London*, 1901-1902, **69**, 285-291.
135. TREUB (M.). — Etudes sur les Lycopodiacees. *Ann. Jard. Bot. de Buitenzorg*, 1884, **4**, 107-138; 1886, **5**, 87-139; 1888, **7**, 141-150; 1890, **8**, 12-15.
136. VAN TIEGHEM (Ph.). — Recherches sur la symétrie de structure des Plantes Vasculaires. *Ann. Sc. Nat., bot.*, 1870, 5^e série, **13**, 5-314.
137. WARDLAW (C. W.). — Experimental and analytical studies of Pteridophytes. XXIII. The induction of buds in *Ophioglossum vulgatum* L. *Ann. of Bot.*, 1953, **17**, 513-526.
138. WEISS (F. E.). — A Mycorrhiza from the Lower Coal-Measures. *Ann. of Bot.*, 1904, **18**, 255-266.
139. WEST (C.). — On *Stigeosporium Marattiacearum* and the Mycorrhiza of the *Marattiaceae*. *Ann. of Bot.*, 1917, **31**, 77-99.
140. WETMORE (R. H.) & MOREL (G.). — Sur la culture *in vitro* de prothalles de *Lycopodium cernuum*. *C.R. Acad. des Sc.*, 1951, **233**, 323-324.
141. WOLF (E.). — Beitrag zur Systematik der Gattung *Mortierella* und *Mortierella*-Arten als Mykorrhizapilze bei Ericaceen. *Centralbl. f. Bakter., Parasit., Infect. und Hygiene. II Abt.*, 1954, **107**, 523-548.
142. ZOPF (W.). — Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. *Nov. Acta Ac. Leop. Carol., G. Nat. Cur.*, 1881, **42**, 197-292.
-

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION ET HISTORIQUE GÉNÉRAL	5
ORIGINE DU MATÉRIEL ÉTUDIÉ	9

PREMIÈRE PARTIE

Etude de la mycotrophie chez les différentes familles de Ptéridophytes.

TECHNIQUE	10
ORDRE DE NOTRE ÉTUDE DES FAMILLES DE PTÉRIDO- PHYTES	12
<i>OPHIOGLOSSACEAE</i>	13
I. — Le genre <i>Ophioglossum</i>	16
II. — Le genre <i>Botrychium</i>	18
III. — Le genre <i>Helminostachys</i>	19
IV. — Conclusions	19
<i>MARATTIACEAE</i>	22
I. — L' <i>Angiopteris evecta</i>	23
II. — Les <i>Danaea</i>	24
III. — Conclusions	25
<i>OSMUNDACEAE</i>	26
I. — L' <i>Osmunda regalis</i>	27
II. — Autres <i>Osmundaceae</i>	29
III. — Conclusions	29
<i>SCHIZAEACEAE</i>	30
I. — Le <i>Schizaea bifida</i>	32
II. — Autres <i>Schizaeaceae</i>	32
III. — Les <i>Anemieae</i>	33
IV. — Les <i>Lygodieae</i>	34
V. — Conclusions	34

	Pages
<i>MATONIACEAE</i>	34
<i>GLEICHENIACEAE</i>	35
Conclusions	37
<i>HYMENOPHYLLACEAE</i>	38
I. — Le genre <i>Hymenophyllum</i>	39
II. — Le genre <i>Trichomanes</i>	44
III. — Conclusions	45
<i>LOXSOMACEAE</i>	47
<i>CYATHEACEAE</i>	48
I. — <i>Dicksonieae</i>	49
II. — <i>Cyatheeae</i>	51
III. — Conclusions	52
<i>POLYPODIACEAE</i>	52
I. — <i>Davallieae</i>	53
A. — Le genre <i>Nephrolepis</i>	54
B. — <i>Davallieae</i> diverses	55
II. — <i>Oleandreae</i>	56
III. — <i>Pterideae</i>	56
A. — Le <i>Pteridium aquilinum</i>	58
B. — <i>Pterideae</i> diverses	60
C. — Conclusions	60
IV. — <i>Vittarieae</i>	61
V. — <i>Woodsieae</i>	62
VI. — <i>Asplenieae</i>	63
A. — Les <i>Blechnineae</i>	65
B. — Les <i>Aspleniineae</i>	66
C. — Conclusions	66
VII. — <i>Dryopteridoideae</i>	67
A. — Le genre <i>Polystichum</i>	69
B. — Autres <i>Dryopteridoideae</i>	70
C. — Conclusions	70
VIII. — <i>Polypodieae</i>	71
IX. — <i>Acrosticheae</i>	73
X. — Conclusions relatives à l'étude de la mycotrophie chez les <i>Polypodiaceae</i>	74
<i>PARKERIACEAE</i>	75
<i>HYDROPTÉRIDALES</i>	76
<i>MARSILEACEAE</i>	76

	Pages
<i>SALVINIACEAE</i>	77
<i>EQUISETACEAE</i>	77
<i>LYCOPODIACEAE</i>	80
<i>SELAGINELLACEAE</i>	85
<i>ISOETACEAE</i>	89
<i>PSILOTACEAE</i>	90

DEUXIÈME PARTIE

Etude des divers organes des Rhizomycètes des Ptéridophytes. Classification des complexes constitués. Facteurs déterminant la mycotrophie. Evolution annuelle des complexes. L'évolution des Ptéridophytes dans ses rapports avec la symbiose.

I. — Particularités des Mycorrhizes des Ptéridophytes....	93
II. — Etude des divers organes des Rhizomycètes des Ptéridophytes	96
III. — Classification des Mycorrhizes des Ptéridophytes ...	104
IV. — Facteurs qui déterminent la mycotrophie	107
A. — Facteurs externes	107
Le substratum	107
L'humidité	108
L'éclairement	108
Le pH du sol	109
Conclusions	110
B. — Facteurs internes	110
La membrane de l'hôte	110
La nature de l'organe envisagé	111
Les exsudats racinaires	112
La teneur en auxines des racines	112
V. — Evolution annuelle du complexe mycorrhizien	114
VI. — L'évolution des Ptéridophytes en rapport avec la symbiose	120

TROISIÈME PARTIE

Rapports entre les constituants des complexes.

Analyse et synthèse des mycorrhizes.

I. — Interrelations entre les constituants du complexe...	123
II. — Analyse des complexes	125
A. — La culture pure des Rhizomycètes	125
Dispositifs employés	127
Milieux de culture	127
Ptéridophytes étudiées	129
B. — La culture pure des Ptéridophytes	135
III. — Synthèse des complexes	138
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	140
PLANCHES	149
BIBLIOGRAPHIE	174

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ :

INTERACTIONS ENTRE PLANTES ET EFFETS INHIBITEURS AU NIVEAU
DU SOL.

LES MOUVEMENTS ACTIFS DES VÉGÉTAUX LIÉS A LA REPRODUCTION.

Vu :

Le Président de la Thèse,

F. MOREAU.

Vu et approuvé,

Caen, le 17 octobre 1955,

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

F. MOREAU.

Vu et permis d'imprimer :

Caen, le 19 octobre 1955,

*Le Recteur,
Président du Conseil de l'Université,*

P. DAURE.

